

SÉRIE A n° 211

N° D'ORDRE

815

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. Georges POIRAULT

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES ANATOMIQUES SUR LES CRYPTOGAMES VASCULAIRES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 17 mai 1894, devant la Commission d'examen.

MM. Y. DELAGE..... *Président.*

G. BONNIER..... } *Examinateurs.*

MUNIER-CHALMAS..... }

PARIS

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

420, boulevard Saint-Germain, en face de l'École de Médecine

1894

SÉRIE A N° 211

N° D'ORDRE

815

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. Georges POIRAULT

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES ANATOMIQUES SUR LES CRYPTOGAMES VASCULAIRES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

mai 1894, devant la Commission d'examen.

DELAGE..... *Président.*

BONNIER.....
NIER-CHALMAS..... } *Examineurs.*

PARIS

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

420, boulevard Saint-Germain, en face de l'École de Médecine

1894

ACADÉMIE DE PARIS

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

MM.

Doyen.....	DARBOUX, Professeur. Géométrie supérieure.
Professeurs honoraires. {	PASTEUR.
	DUCHARTRE.
	DE LACAZE-DUTHIERS. Zoologie, Anatomie, Physio- logie comparées.
	HERMITE Algèbre supérieure.
	TROOST..... Chimie.
	FRIEDEL..... Chimie organique.
	TISSERAND..... Astronomie.
	LIPPMANN..... Physique.
	HAUTEFEUILLE..... Minéralogie.
	BOUTY..... Physique.
	APPELL..... Mécanique rationnelle.
	DUCLAUX..... Chimie biologique.
	BOUSSINESQ..... Mécanique et physique expé- rimentale.
Professeurs.....	PICARD..... Calcul différentiel et calcul intégral.
	POINCARÉ..... Calcul des probabilités, Phy- sique mathématique.
	Y. DELAGE..... Zoologie, Anatomie, Physio- logie comparées.
	G. BONNIER..... Botanique.
	DASTRE..... Physiologie.
	DITTE..... Chimie.
	MUNIER-CHALMAS..... Géologie.
	GIARD..... Évolution des êtres orga- nisés.
	WOLF..... Astronomie.
	CHATIN..... Zoologie, Anatomie, Physio- logie comparées.
Professeurs adjoints....	JOLY..... Chimie.
	PELLAT..... Physique.
Secrétaire.....	FOUSSEREAU

A

M. VAN TIEGHEM

MEMBRE DE L'INSTITUT

Hommage respectueux.

A

M. A. FAMINTZIN

PROFESSEUR HONORAIRE A L'UNIVERSITÉ

MEMBRE DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE SAINT-PÉTERSBOURG

Témoignage de reconnaissance.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

RECHERCHES ANATOMIQUES
SUR LES
CRYPTOGAMES VASCULAIRES

Par M. GEORGES POIRAULT

Les recherches dont les résultats sont consignés ici ont été faites au laboratoire de M. le professeur Van Tieghem, auquel j'adresse, en commençant, mes respectueux remerciements pour sa bienveillance et les facilités de travail que j'ai trouvées près de lui.

Ce Mémoire contient un ensemble d'observations anatomiques sur l'appareil végétatif des Cryptogames vasculaires, principalement des Fougères, des Marattiacées et des Ophioglossées. Il se divise en trois chapitres, dont le premier est consacré à la racine, le second à la tige, le troisième à la feuille. Chacun d'eux est précédé d'un court résumé des caractères morphologiques extérieurs, et de quelques particularités biologiques intéressantes.

Les détails de structure ont été exposés par membre et par région anatomique. Sans doute, ce mode d'exposition a des inconvénients ; des descriptions qu'il serait intéressant d'avoir complètes sont morcelées ou même tronquées, le fait saillant étant seul rappelé ; mais ces inconvénients sont compensés par l'avantage de pouvoir grouper dans un espace relativement restreint un nombre assez considérable de faits.

Bien que ces recherches aient eu principalement pour objet l'étude de la structure intime des éléments anatomiques et de leur disposition dans les différentes régions, on a indiqué, à l'occasion, les ressources que l'anatomie pouvait fournir pour la distinction des familles, des genres et des espèces.

Les matériaux de cette étude ont été empruntés à l'herbier du Museum et aux serres de cet établissement. J'adresse ici mes remerciements à MM. les professeurs Bureau et Maxime Cornu, aux botanistes attachés à l'herbier et au chef des serres, qui m'ont toujours montré la plus grande obligeance.

CHAPITRE PREMIER.

LA RACINE.

A l'exception de certains *Trichomanes* appartenant tous à la section *Hemiphlebium* (1), d'une Gleichéniacée, le *Stromatopteris*, et du *Salvinia*, toutes les plantes qui rentrent dans le cadre de notre étude sont pourvues de racines. Les plus grosses se trouvent chez les Marattiacées dans les *Angiopteris*, où elles dépassent un demi-centimètre de diamètre, dans les Ophioglosses, chez certains *Diplazium*, *Lomaria*, etc., et dans les Cyathéacées; les plus petites sont celles de l'*Azolla* et de certaines Hymenophyllacées, où elles ne dé-

(1) Le *Trichomanes muscoides* Swartz, se rattachant à cette même section, porte quelquefois des racines; le plus souvent, il en est dépourvu. Voir Giesenhagen : *Die Hymenophyllaceen*, Flora, 1890.

Il n'est pas démontré que ces *Trichomanes* arhizes n'ont pas de racines de germination; il est même probable qu'ils en possèdent. En somme, dans l'état actuel de nos connaissances, l'absence de racine embryonnaire n'est certaine que dans le *Salvinia* et, d'après les récents travaux de M. Gœbel (*Ann. du Jardin Botanique de Buitenzorg*, Tome IX), dans certaines Utriculaires. Quant au *Stromatopteris*, cette curieuse Fougère de la Nouvelle-Calédonie pour laquelle Mettenius (*Ann. des Sc. nat., Botanique*, 1861) a créé un genre spécial, j'ai examiné un grand nombre d'exemplaires de l'herbier du Muséum, et je n'y ai pas trouvé de racines.

passent pas trois à cinq dixièmes de millimètre. Chez les Polypodiacées, elles sont en général peu volumineuses.

Les racines sont jaune paille dans les Ophioglosses et les *Équisetum*, jaune brunâtre dans les Marattiacées, blanc grisâtre dans les *Marsilia* et le *Ceratopteris*. Chez les Fougères proprement dites, elles sont en général brunes ou noirâtres, mais l'extrémité en voie de croissance garde toujours une teinte jaune verdâtre.

M. Lachmann a fait remarquer (1) la longévité surprenante des racines des Fougères arborescentes. La durée de ces organes est également très grande dans les Ophioglosses. Chez ces plantes, comme nous aurons occasion de le dire, les racines correspondent aux feuilles. Dans bien des cas, la plante ne donne qu'une feuille chaque année (*O. vulgatum*, etc.); elle ne donne également qu'une racine. Le nombre des racines, aussi bien que celui des cicatrices foliaires, indique donc l'âge du pied qui les porte; on voit ainsi que des racines sont encore actives après 20 et 25 ans. Toutefois ce mode de détermination de l'âge d'une plante d'Ophioglosse est sujet à incertitude, attendu que la plante produit quelquefois deux feuilles et des racines en nombre égal. Quoiqu'il en soit, les racines ont, chez les Ophioglosses, une longévité qu'on n'est pas habitué à rencontrer chez les autres plantes vasculaires.

L'extrémité de la racine est protégée par une *coiffe*, réduite à deux calottes dans l'*Azolla*, mais très épaisse dans beaucoup d'autres cas (Polypodiacées, *Ophioglossum*, *Angiopteris*, etc.).

La chute des assises successives de la coiffe s'opère de diverses manières: tantôt (*Marsilia*, etc.) la calotte tombe tout d'une pièce, les cellules demeurant unies entre elles par leurs faces latérales; ailleurs (*Polypodium venosum*, etc.), la gélification et la dissolution des membranes moyennes des cellules qui constituent une assise ne s'opérant que suivant les faces longitudinales, les cellules demeurent attachées

(1) *Contributions à l'histoire naturelle de la racine des Fougères* (Ann. de la Soc. bot. de Lyon, 1889).

entre elles en longues files ; dans la plupart des cas, chaque cellule se détache isolément.

Certains *Oleandra* à rhizomes rampants (*O. Wallichii* Hk, *O. nodosa* Presl, *O. Cumingii* J. Sm.). portent de grosses racines présentant beaucoup d'analogie avec ce qu'on a appelé *porte-racines* chez les Sélaginelles. La racine est simple, verte sur une certaine longueur à partir du sommet végétatif, de plus en plus brune au fur et à mesure qu'on se rapproche de la base d'insertion. Ces racines atteignent 20 et 30 centimètres et ne se ramifient que lorsqu'elles viennent à toucher le sol, ou une accumulation d'humus. Dans la racine principale, l'épiderme est constitué par l'assise externe persistante de la coiffe dont çà et là certaines cellules s'allongent en poils cloisonnés, lignifiés et contenant de la chlorophylle (*O. nodosa*) ; dans l'*O. Wallichii*, cette lignification s'étend à toutes les cellules de la couche épidermique. Dans les racines souterraines, on ne retrouve plus les mêmes caractères et les poils présentent la structure habituelle aux poils radicaux.

A l'exception des *Botrychium* et des Ophioglosses, toutes ces plantes sont pourvues de *poils radicaux*. Très abondants dans certaines espèces de *Polypodium*, *Davallia*, *Acrostichum*, où chaque cellule de l'assise pilifère s'allonge en poil, ces productions sont plus rares dans d'autres espèces : *Asplenium Halleri*, *septentrionale* ; *Scolopendrium hemionitis*, etc. Suivant les espèces, ces poils se forment plus ou moins près du sommet ; l'*Azolla*, est, à ma connaissance, le seul exemple où les poils se forment jusque sur le sommet, amènent la chute de la coiffe.

L'assise pilifère (1) est formée tantôt de cellules courtes (*Polypodium*, *Asplenium Nidus*, etc.), tantôt de cellules allongées (*Marsilia*, *Doryopteris palmata*, *Ceratopteris thalictroides*, *Adiantum Capillus-Veneris*, etc.). Le plus souvent le poil prend naissance vers le tiers inférieur de la cel-

(1) P. Lachmann, *Structure et croissance de la racine des Fougères* (Bull. Soc. bot., Lyon, 1877).

lule (toutes les Fougères indigènes et la très grande majorité des autres espèces étudiées); plus rarement (*Marsilia*), le renflement qui doit se transformer en poil prend naissance au milieu de la cellule. Ailleurs, dans les *Equisetum*, les choses se passent différemment : la cellule de l'assise pilifère se sépare par une cloison en forme de verre de montre tournant sa concavité vers l'extrémité de la racine. Des deux cellules ainsi formées, c'est la petite qui s'allonge en poil.

Dans l'*Azolla*, les poils radicaux restent toujours incolores; mais dans les Fougères, aussi bien que dans les Marattiacées et les Equisétacées, ils prennent avec l'âge une coloration brune très caractéristique, et due à l'imprégnation des membranes par une substance désignée sous le nom très impropre d'acide filicitannique et dont il sera question plus loin.

Le poil radical, n'est comme on sait, qu'un prolongement tubuleux d'une cellule de la couche superficielle de la racine, prolongement dans lequel passe le noyau, qui en occupe la partie apicale. M. Haberlandt (1), qui a montré que la croissance des poils radicaux était exclusivement terminale, tire de cette position du noyau à l'extrémité du poil des conclusions très générales relativement au rôle du noyau dans la croissance. D'après cet auteur, le noyau de la cellule même du poil radical occupe d'abord le milieu de la longueur de cette cellule; le poil débute par une invagination de la membrane qui se produit juste au-dessus du noyau et dans son voisinage immédiat. Le noyau entre dans le cul-de-sac ainsi formé par la membrane et se maintient constamment au fond de ce cul-de-sac, c'est-à-dire dans la région en voie de croissance.

Les choses ne sont pas toujours aussi nettes que le dit M. Haberlandt, comme il résulte de mes observations sur l'*Equisetum hiemale*. Dans cette plante le poil, a déjà atteint une longueur assez notable, que le noyau est encore à la partie basale. L'examen du poil à divers degrés de développement

(1) Haberlandt, *Function u. Lage des Zellkernes*, Iéna, 1887.

montre que le noyau reste toujours assez loin du sommet. L'extrémité du poil est occupée par un protoplasme vacuolaire, et par des grains d'amidon; en arrière, on trouve une ou deux grandes vacuoles, puis le noyau allongé à contour pâle et pourvu de trois à cinq grosses sphères de substance chromatique. L'examen du *Marsilia* et de quelques Fougères m'a fourni des résultats analogues.

La membrane des poils radicaux est composée de deux couches, une interne cellulosique se colorant en bleu par le chloroiodure de zinc, une externe présentant le caractère des membranes gélifiées et se colorant en jaune par le précédent réactif. Cette couche paraît correspondre à la cuticule épidermique des plantes supérieures, et en fait, comme le remarque M. Schwarz (1), les racines nées sur les tiges aériennes sont recouvertes d'une cuticule très nette, tandis que dans celles développées dans le sol, cette couche est remplacée par la couche muqueuse (2).

M. Schwarz a montré que si on fait passer des racines d'une atmosphère saturée d'humidité dans de l'eau de conduite, la croissance en longueur s'arrête, mais, la production de la substance constitutive de la membrane continuant, une couche d'épaississement apparaît dans la région terminale, siège exclusif de l'allongement.

M. Zacharias a revu des faits analogues d'abord sur les rhizoïdes de *Chara*, puis sur les poils radicaux de *Lepidium sativum*. Ce qui se produit quand on fait passer la racine de l'air dans l'eau peut se produire également dans l'air humide, dans des conditions que je ne connais pas bien, chez les *Marrattia cicutæfolia*, *Angiopteris erecta*, *Davallia feniculacea*, *Asplenium lucidum*, etc., et aussi dans l'eau pour des poils qui

(1) Fr. Schwarz, *Die Wurzelhaare der Pflanzen (Untersuchungen aus dem Botan. Institut. z. Tübingen, 1883)*.

(2) D'ordinaire la paroi du poil radical est uniformément mince; toutefois dans certaines *Vittaria* (le *V. angustifrons* en particulier), la membrane est le siège d'épaississements spirales s'étendant de la base du poil au sommet de la façon la plus régulière. Ces bandes épaissies, qui ont environ 2μ de largeur, alternent avec des bandes minces de même largeur.

n'ont jamais été dans l'air humide. Des rameaux de *Selaginella Martensii* portant des racines aériennes avaient été coupés et placés dans l'eau à la température du laboratoire. Très rapidement ces racines développèrent d'abondantes ramifications absolument couvertes de poils radicaux. Chacun de ces poils portait à son sommet un épaississement considérable. Me proposant de revenir ultérieurement sur ces faits, dont je cherche à déterminer le détail, je dirai seulement ici que, cette croissance un moment interrompue reprenant, il y a dissolution partielle de ce bourrelet terminal dont il ne reste plus que quelques prolongements faisant saillie dans la lumière du poil, ou bien un étranglement marquant la place où l'arrêt de croissance s'est produit. Cet épaississement n'est pas de nature cellulosique; il contient souvent des inclusions d'une substance qui n'est pas protoplasmique, comme le dit M. Zacharias (1), mais paraît beaucoup plus voisine des mucilages ou du cal des tubes criblés (2).

(1) *Ueber das Wachsthum der Zellhaut bei Wurzelhaaren*, Flora, 1891, p. 478.

(2) M. Tomaschek (*Ueber die Verdickungsschichten an künstlich hervorgerufenen Pollenschläuchen von Colchicum autumnale* (Botan. Centralblatt, tome XXXIX, p. 1) a décrit des faits analogues. Malheureusement, cet auteur a fait son étude sans réactifs et bien des choses intéressantes ont dû ainsi lui échapper. M. Kny a décrit (*Stzb. d. Bot. Vereins f. Prov. Brandenburg*, 1878) des formations coralloïdes à la base des poils radicaux du *Stratiotes aloides*. Je me suis assuré que ces ramifications, qui partent de la membrane, ont une constitution fort différente de celles-ci, aussi bien que de ces prolongements de la membrane décrits depuis longtemps dans les rhizoïdes du *Marchantia*, et qui eux sont bien cellulosiques. Dans un intéressant mémoire (Flora, 1890, p. 314), M. Palla a montré que la membrane de cellulose peut se constituer indépendamment du noyau et par le seul jeu des phénomènes protoplasmiques. Dans ces expériences, qui ont porté notamment sur des poils radicaux de *Sinapis alba*, l'auteur produit la fragmentation du contenu protoplasmique d'un poil en plongeant la racine dans une solution de sucre à 10 p. 100; il constate alors que chaque masse de protoplasme s'entoure d'une membrane, même en l'absence de noyau. Cette plasmolyse brusque amène souvent la sortie du plasma par l'extrémité du poil auquel il reste attaché comme un bouchon. J'ai revu ces faits dans des circonstances un peu différentes. Si on transporte dans la solution normale de Knopp des plants d'*Equisetum hiemale*, dont les racines se sont développées dans de l'eau de conduite, on voit, au bout d'un certain nombre d'heures, que les poils radicaux se sont ouverts au sommet, laissant

A l'exception de l'*Ophioglossum*, de l'*Azolla* et de certaines Hyménophyllacées, les racines de presque toutes ces plantes produisent des racines latérales. Très régulière et fréquente dans les *Marsilia* et la plupart des Polypodiacées, cette ramification l'est beaucoup moins dans les Osmondacées, surtout dans les *Botrychium* et les Marattiacées où il n'y a plus aucune régularité dans la disposition des radicelles. Celles-ci sont insérées sur la racine-mère en deux ou trois séries linéaires, suivant le nombre des faisceaux (1); elles se développent de préférence sur le côté tourné vers la tige. Dans le *Botrychium Lunaria*, où les racines principales se dirigent non pas verticalement mais très obliquement dans le sol, les racines latérales se développent surtout à la face supérieure. Chez cette plante, comme chez les Marattiacées, il n'y a plus de relation fixe entre la structure interne, c'est-à-dire le nombre des faisceaux, et le nombre des séries de radicelles.

Le *Ceratopteris thalictroides* produit régulièrement deux séries opposées de radicelles, mais quelques-unes d'entre elles ne sortent pas au dehors. Après avoir traversé l'écorce interne, elles arrivent dans des lacunes creusées dans l'écorce externe et, trouvant là des conditions favorables à leur développement, descendent directement dans la lacune où elles demeurent incluses, produisant à leur surface des ébauches de poils radicaux. Ces racines intra-corticales ne sont pas rares et souvent la même coupe en montre deux opposées aux extrémités d'un même diamètre. L'étude du développement nous apprend par suite de quelles

échapper une partie de leur contenu, comme dans l'expérience de M. Palla, mais ici le phénomène est produit par un liquide ayant un coefficient plasmolytique beaucoup plus faible que l'eau sucrée. Les poils radicaux qui se développent ultérieurement dans cette solution nutritive ne présentent plus ce phénomène.

(1) M. Van Tieghem (*Origine des membres endogènes*, p. 380) a signalé la présence de quatre rangées de radicelles dans les racines binaires d'*Osmunda* et de *Todea*. Dans les racines ternaires d'*Equisetum*, les racines sont souvent en six rangées.

circonstances elles entrent si facilement dans les lacunes.

La racine du *Ceratopteris* s'édifie par le cloisonnement régulier d'une cellule tétraédrique, dont le mode de division est celui de la racine des Polypodiacées; l'assise endodermique est donc distincte à une très faible distance du sommet et les cellules-mères des radicelles commencent de très bonne heure à se diviser. Une coupe axile passant par les deux faisceaux ligneux montre deux séries de radicelles à différents états de développement. Si, comme c'est le cas dans beaucoup de Polypodiacées, l'écorce avait terminé sa croissance au moment de l'élongation du cône radicellaire, la radicelle sortirait perpendiculairement à l'axe de la racine; mais, cette écorce continuant à croître longitudinalement, la radicelle est entraînée par ce mouvement de croissance et prend une direction oblique (fig. 1) qui la fait arriver directement dans la lacune, où des conditions favorables d'humidité (secondées peut-être par un géotropisme plus marqué qu'il ne l'est d'ordinaire dans les radicelles) lui permettent de se développer.

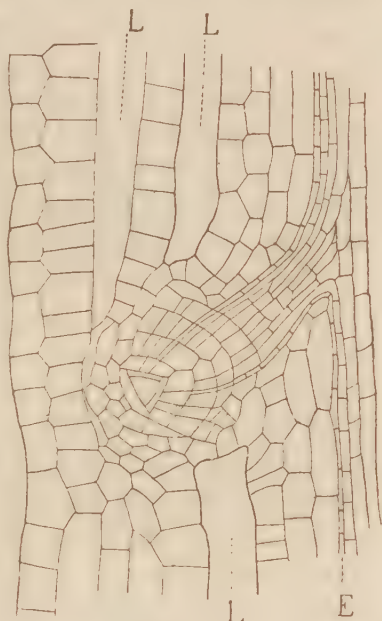


Fig. 1. — *Ceratopteris thalictroides* Brongt. — Coupe longitudinale de la racine montrant le trajet oblique de la radicelle dans l'écorce. — L, lacunes; E, endoderme (Gross. 160).

La ramification latérale des racines est la règle chez les Filicinées, les *Marattia* et les *Angiopteris*. Dans les Ophioglosses, cette ramification est dichotome.

Le mode d'insertion des racines sur la tige a été fort bien étudié par M. Lachmann dans un mémoire récent où le

lecteur trouvera également quelques développements sur la biologie de la racine des Fougères (1).

Les traits généraux de la structure de la racine sont trop connus pour que je les rappelle ici ; aussi en viendrai-je tout de suite au résumé des particularités offertes par les différentes régions : écorce externe, écorce interne et endoderme, cylindre central.

ÉCORCE.

Les cellules de l'*écorce externe* ont quelquefois leurs parois incolores, parfois même à reflets d'un blanc brillant et comme collenchymatoïdes (*Asplenium zeylanicum*, Marattinées, etc.) ; mais dans l'immense majorité des cas, ces parois sont colorées en jaune, en brun ou en noir et finement réticulées ou ornées d'épaississements spirales très visibles dans la plupart des cas. Mais c'est dans certains *Vittaria* — en particulier dans l'écorce externe — qu'ils offrent leur développement le plus remarquable. En aucune cellule (sauf dans les vaisseaux) je n'ai vu ces travées spirales se présenter avec autant de régularité. L'écorce de la racine des *Vittaria* montre plus nettement qu'aucune autre la succession régulière, en direction centripète, des éléments à épaississements *spirales* très écartés, aux éléments *réticulés* dont les mailles deviennent de plus en plus étroites, au fur et à mesure qu'on se rapproche de l'endoderme, lequel est limité extérieurement par une assise de cellules finement *ponctuées*.

Ces *Vittaria* montrent encore une particularité intéressante. — Dans la racine de beaucoup de Fougères, on observe sur les parois des cellules des formations verruqueuses faisant saillie à l'intérieur. Ce sont des prolongements cellulodiques de la membrane, laissant voir dans leur partie axile un fin canalicule qui correspond à une punctua-

(1) P. Lachmann. *Contributions à l'histoire naturelle de la racine des Fougères* (Bull. de la Soc. Bot. de Lyon, 1889). Pour l'insertion des racines sur la tige des Ophioglossées et des Mariattacées, voir les Mémoires de MM. Ros towzew et Kühn cités plus loin.

tion. Dans les plus grosses de ces productions, ressemblant à des sortes de cornes, souvent mamelonnées à leur base et qui traversent presque complètement la cavité cellulaire, ce canalicule central peut se ramifier. Parfois, quand ces cornes sont un peu larges, deux ou trois canalicules les traversent parallèlement. La racine de l'*Asplenium lucidum* se prête bien à l'étude de ces épaisissements locaux de la membrane, mais c'est dans les *Vittaria* qu'il faut aller en chercher les exemples les plus singuliers. Chez quelques-unes de ces plantes, certaines cellules de l'écorce externe paraissent presque entièrement remplies d'une masse brune qui provient de l'épaissement exagéré d'une partie de paroi longitudinale de cellule. Cette masse est de nature cellulosique, mais imprégnée de cette substance brune spéciale qui est probablement une sorte de vasculose beaucoup plus attaquable par les réactifs chimiques que celle des vaisseaux, et dont il sera question plus loin.

La matière brune détruite par l'hypochlorite de soude, qui agit très rapidement, ces masses se colorent en bleu par l'acide sulfurique et l'iode, ou par le chloro-iodure de zinc, et, se gonflant comme le montre la figure 2, paraissent rattachées à la paroi par une partie rétrécie. Elles sont parcourues par de fins canalicules dont je n'ai pu suivre exactement le trajet, les matériaux d'herbier qui ont servi à ces recherches étant en assez mauvais état de conservation. Rarement les épaisissements généraux de la membrane des cellules de l'écorce externe sont aussi développés que ceux que nous décrirons plus loin dans l'écorce interne (*Lorsoma*, *Cystopteris*, etc.); la couche épaissie est située sous l'assise pilifère, ou bien l'épaissement s'étend aux deux ou trois

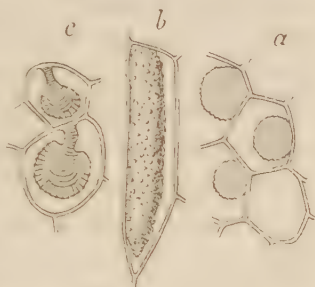


Fig. 2. — *Vittaria* sp. — Racine. épaisissements pariétaux des cellules de l'écorce externe. — *a*, coupe transversale; *b*, vue longitudinale; *c*, coupe transversale après l'action de l'hypochlorite de soude (Gross. 300).

couches sous-jacentes (*Polypodium dryopteris*, *Aspidium oreopteris*, etc.).

Chez les Ophioglossées, l'assise la plus superficielle de la racine épaissit fortement la paroi externe de ses cellules. Cette sclérose s'étend parfois très avant sur les faces latérales, sous la forme d'un épais bourrelet; ailleurs on voit se développer, par places, sur les parois radiales un cadre à section circulaire rappelant par son aspect général le réseau sus-endodermique de la racine des Conifères. Souvent aussi de ces épaississements partent d'épais prolongements verruqueux développés isolément ou par groupes et particulièrement visibles dans la racine du *Botrychium Lunaria* et de l'*Ophioglossum pendulum*, bien qu'ils se retrouvent dans la plupart des espèces d'Ophioglosses. Cet épaississement de la paroi externe, très net dans l'*Ophioglossum lusitanicum*, va jusqu'à supprimer presque complètement la cavité cellulaire dans l'*Ophioglossum palmatum* (1). Ajoutons que dans cette plante la seconde assise présente souvent par places le même caractère. A côté de cet épaississement unilatéral des parois externes de l'assise superficielle de la racine, nous trouvons chez d'autres espèces : *O. Bergianum*, *fibrosum*, *ellipticum*, *capense*, un épaississement régulier de toute la paroi. Ce mode d'épaississement paraît localisé chez les espèces à racines normales. Les cellules de l'assise pilifère sont très petites, contrastant par leur taille avec celles de l'assise sous-jacente. Chez les autres espèces, qui toutes ont des racines anormales, l'assise pilifère est formée de grandes cellules ayant même taille que les cellules corticales.

L'*Oph. Gomezianum* var. *latifolium* présente une particularité unique chez les espèces de ce genre. Chez cette plante, connue seulement par les exemplaires rapportés d'Afrique par le professeur Schweinfürth, l'assise la plus superficielle de la racine montre les parois externes de ses cellules épaissies et lignifiées, comme l'indique la coloration rouge qu'elles

(1) Van Tieghem, *Sur quelques points de l'anatomie des Cryptogames vasculaires* (Bull. de la Soc. Bot. de France, 1883, p. 171).

prennent avec l'acide chlorhydrique et le phloroglucine. L'épaississement n'est pas uniforme, mais réparti suivant des bandes très obliques par rapport à l'axe de la racine, de telle sorte que, sur des coupes transversales, l'assise externe paraît toute déchiquetée et qu'on ne peut juger de la structure que sur des coupes longitudinales. Dans tous les autres Ophioglosses, j'ai pu m'assurer que les épaississements des parois externes des cellules superficielles de la racine prennent avec le chlorure de zinc iodé une teinte bleue très nette; ils sont donc constitués par de la cellulose et non pas par de la cutine comme le pensait M. Van Tieghem (1).

Notons, pour terminer ce qui nous reste à dire de l'écorce externe, que ses cellules contiennent quelquefois de petits grains de chlorophylle donnant naissance à de l'amidon : *Polypodium* (*Phlebodium*) *venosum*, *Polypodium Fendleri*.

Les épaississements colorés en rouge brun ou en brun noirâtre, si caractéristiques de la *zone interne* de l'écorce dans la racine des Fougères, se présentent sous deux aspects (2) : tantôt ils revêtent *uniformément* la paroi; tantôt ils se développent davantage sur la face externe que sur la face interne, ou inversement. Ces cellules *également épaissies* forment autour du cylindre central un anneau continu (beaucoup de *Pteris* : *Pt. umbrosa*, *serrulata*, *aquilina*; *Woodwardia radicans*; tous les *Gleichenia*, aussi bien ceux de la section *Eugleichenia* : *Gl. polypodioides*, etc., que les *Mertensia*; la plupart des espèces du genre *Monogramme*, etc.). La puissance de cet anneau varie avec les espèces. Ailleurs l'anneau scléreux, diminuant brusquement d'épaisseur en face des groupes de protoxylème, où il se réduit parfois à une seule cellule remarquable par la largeur de ses ponctuations, se transforme en deux demi-croissants enserrant

(1) *Loc. cit.* p. 173.

(2) Schwendener. *Schutzscheide und ihre Verstärkungen* (Abhandl. d. k. Akad. d. Wiss. in Berlin, 1882).

le cylindre central dans leur concavité : semblable disposition se montre dans le *Phlebodium venosum*, les *Polypodium irioides*, *P. decurrens*, *P. phymatodes*, etc. Dans le *Polypodium phymatodes*, les cellules internes sont uniformément épaissies et colorées en jaune, tandis que la couche externe est d'un rouge brun et ne porte d'épaississement que sur la face touchant à l'endoderme.

Les parties de sclérenchyme situées au dos des faisceaux ligneux prennent par l'action de la potasse une teinte rouge brun, tandis que ce réactif communique aux parties situées en regard des faisceaux libériens une teinte beaucoup plus sombre.

Le sclérenchyme formé de cellules *inégalement épaissies* se montre dans la très grande majorité des racines d'*Asplenium* ; c'est toujours sur la face externe que les membranes de ces éléments présentent leur maximum d'épaisseur. On observe les mêmes variations que dans le cas précédent, c'est-à-dire qu'il y a, autour du cylindre central, soit un anneau continu de sclérides (*Ceterach officinarum*), soit un double croissant (*Asplenium myriophyllum*, *diversifolium*, etc.).

Ces deux modes d'épaississement se trouvent parfois associés. Dans le *Platyserium alpicorne*, le cylindre central de la racine est enserré dans un double croissant de cellules également épaissies, à la périphérie duquel on observe d'autres cellules portant seulement sur leurs faces internes des épaississements en fer-à-cheval ; dans l'*Onychium japonicum*, on rencontre la disposition inverse ; ici c'est l'assise sus-endodermique qui a ses parois internes plus fortement épaissies que ses parois externes.

Les cellules cristalligènes à silice, si fréquentes dans les *Trichomanes*, paraissent manquer à la racine de ces plantes.

Il nous faut maintenant dire un mot des *réactions chimiques des membranes*. Dans les Marattinées (*Marattia*, *Angiopteris*, *Ophioglossum*), la paroi est cellulosique, mais formée d'une cellulose spéciale très peu condensée, qui après l'action de la potasse étendue prend avec l'iode une coloration

bleu pâle. Traitées par l'acide sulfurique, ces parois se dissolvent rapidement, ce qui n'est pas le cas dans les Fougères. Chez celles-ci, la membrane cellulaire est imprégnée d'une substance spéciale, encore très mal définie au point de vue chimique (1), qui change complètement les propriétés de la cellulose. Si l'on traite par l'acide sulfurique une coupe de racine d'*Asplenium lucidum*, par exemple, on voit que l'écorce, tout entière colorée en brun, résiste à l'action du réactif. Si on traite de même une coupe de racine de *Cystopteris bulbifera*, toutes les membranes se dissolvent, à l'exception des cellules superficielles de l'écorce, l'assise pilifère et les deux couches sous-jacentes, qui seules sont colorées. On voit par ces deux exemples, représentant deux cas extrêmes, que la résistance des membranes est intimement liée à leur coloration. Il ne s'agit ici ni d'une cutinisation, ni d'une lignification des membranes; car, après avoir décoloré les coupes par un séjour d'une dizaine de minutes dans l'eau de Javel, on voit que toutes les parois cellulaires se colorent en bleu par le chloro-iodure de zinc (1).

(1) Walter. *Die dickwandigen Braunezellen der Farne* (Bibliotheca Botanica, 1890).

(2) D'après M. Terletzki, les cellules de l'écorce de la racine du *Struthiopteris germanica* et du *Pteris aquilina* seraient lignifiées. Je me suis assuré de l'inexactitude du fait. Sous le nom de *ligneux*, on désigne un ensemble très complexe dont la composition n'est pas identique chez les Angiospermes et les Gymnospermes, peut-être même chez les Archégoniées vasculaires. C'est un mélange, avec la cellulose fondamentale, de vasculose et de lignine (G. Bertrand), associées à des gommes qui paraissent jusqu'ici caractériser chacun des grands groupes de Phanérogames. Chez les Angiospermes, cette gomme est la *xylane* qui, par hydratation, donne du xylose. Chez les Gymnospermes, la xylane est remplacée par un mélange de deux gommes : la *mannane*, donnant par hydrolyse du mannose, et la *galactane*, donnant du galactose. En épuisant le ligneux par l'eau tiède, l'alcool bouillant et la lessive de soude, on peut enlever les gommes (xylane, etc.) et la lignine, lesquelles peuvent être précipitées de la dissolution par des procédés sur lesquels je ne m'étendrai pas, et que le lecteur trouvera indiqués dans la note de M. G. Bertrand (*Recherches sur la composition immédiate des tissus végétaux*, Comptes rendus de l'Ac. des sciences, 20 juin 1892; Bull. Soc. Chim., Paris, III, T. 7, 468). La réaction de la cellulose (coloration en bleu par le chloro-iodure de zinc) est trop connue pour que je m'y arrête. La *vasculose* est insoluble dans la lessive de potasse chaude, dans l'acide sulfurique concentré et le réactif de Schweizer; elle fixe les matières colorantes d'aniline (fuchsine,

L'assise la plus interne de l'écorce de la racine, ou *endoderme*, présente des caractères très particuliers qui ont attiré depuis longtemps l'attention des anatomistes (1). Les parois

vert malachite, etc.), même en solution au $\frac{1}{1\ 000\ 000}$; elle prend, avec la phloroglucine et l'acide chlorhydrique, une coloration rouge; avec l'orcine chlorhydrique, une coloration violette. — A côté de la vasculose, et jouissant comme elle de la propriété de se teindre en rouge par la phloroglucine et l'acide chlorhydrique, on rencontre dans les membranes végétales la *subérine*, qui paraît être un mélange de vasculose et de cutose (Frémy). Au point de vue chimique, la cutose semble se rapprocher des matières résineuses, car elle donnerait par dédoublement, sous l'influence des alcalis, un acide solide, *acide stéarocutique*, et un acide liquide, l'*acide oléocutique* (?). Mais enfin, au point de vue microchimique, le seul à considérer ici, la cutose peut être facilement distinguée de la vasculose; en effet, tandis que la cutose est rapidement dissoute par les alcalis bouillants, la vasculose n'est presque pas attaquée; la vasculose se colore en rouge par l'acide chlorhydrique et la phloroglucine; la cutose ne se colore pas par ce réactif, non plus qu'avec la solution chlorhydrique d'orcine. Ceci posé, il est facile de résoudre les différentes questions relatives à la détermination microchimique des membranes cellulaires. Si la membrane en question est *cutinisée*, elle ne se colorera pas avec la phloroglucine ou l'orcine en présence de HCl; après ébullition avec la potasse (opération qui peut se faire sur le porte-objet recouvert d'une lamelle), la membrane laissera échapper des globules réfringents d'apparence graisseuse, à moins qu'il y ait trop peu de cutine. Si la membrane se colore par la phloroglucine et l'acide chlorhydrique, elle peut être soit *subérifiée*, soit *vasculosée*; dans le premier cas, l'ébullition avec la potasse montrera ces globules graisseux que nous venons de signaler, et après lavage à l'eau la vasculose non attaquée se colorera par l'acide chlorhydrique et la phloroglucine comme précédemment. Si la membrane est seulement *vasculosée*, l'ébullition avec la potasse ne donnera pas de globules graisseux; avant comme après l'opération, la membrane se colorera par l'acide chlorhydrique et la phloroglucine. Il semble que les cellules brunes des Fougères soient constituées par une sorte de vasculose beaucoup plus attaquable que celle des Phanérogames, et ne se colorant pas par la phloroglucine ou l'orcine en présence des acides ci-dessus mentionnés. Seulement — et c'est un point sur lequel j'insiste, car là est la différence entre mes observations et celles de M. Walter, qui a consacré un mémoire spécial à la question — *une vasculose se colorant par la phloroglucine et l'acide chlorhydrique peut très bien être superposée à la substance brune* qui, lorsqu'elle est seule, ne se teint pas dans ces conditions. Cette association des deux substances est rare, mais enfin on peut la rencontrer, en particulier dans l'écorce externe de la tige de divers Polypodes épiphytes. A part cela, on peut dire que, dans la très grande majorité des cas, « c'est la substance brune imprégnant les membranes des Fougères qui leur communique leur dureté et leur résistance vis-à-vis des agents chimiques (M. Walter).

(1) Rimbach, *Beitrag zur Kenntniss der Schutzscheide* (Inaug. Dissert., Iena), (Weimar, 1887); on y trouve l'indication des travaux antérieurs. —

radiales des cellules qui la composent portent des cadres plus ou moins larges, cadres qui se retrouvent également sur les parois inférieures et supérieures.

Ces cadres (*Casparysche Streifen*), qui font donc complètement le tour de la cellule, ont juste l'épaisseur de la membrane, mais examinés en coupe transversale et à un grossissement insuffisant, ils simulent un épaissement situé au milieu de la paroi radiale, ou quelquefois plus près de la paroi externe, apparence qui tient à la raison suivante.

Lorsque, la racine ayant fini sa croissance, la tension cellulaire diminue, les membranes cellulosiques reviennent sur elles-mêmes comme le ferait une bande de caoutchouc; mais dans l'assise endodermique le cadre, obligé de suivre la membrane dans son raccourcissement, doit nécessairement se plisser pour atteindre ce résultat. C'est donc à la diminution de la tension cellulaire qu'est dû le plissement de l'endoderme, qui est un phénomène physiologique et non un accident de préparation. Telle est l'explication donnée par M. Schwendener. Celle proposée par M. Van Wisselingh est notablement différente. Toute cutinisation étant, d'après M. Strasburger, accompagnée d'une notable augmentation de volume de la membrane qui se cutinise, le cadre endodermique subissant cette transformation doit augmenter sa longueur; or, cette longueur étant limitée par la longueur même de la membrane cellulosique avec laquelle il fait corps, il devra donc se plisser.

M. Rimbach, qui a étudié la question, tient pour l'opinion de M. Schwendener contre celle de M. Van Wisselingh, et admet que lorsqu'il y a plissement du cadre, ces plissements ne sont pas un accident de préparation, mais existent dans la racine vivante. Il montre que le plissement est essentielle-

C. v. Wisselingh, *De Kernscheede by de Wortels der Phanerogamen. Overgedrukt uit de Verslagen en Mededeelingen der Koninklijke Akademie van Wetenschappen, Afdeling Natuurkunde* (3^e Reeks, Deel I, p. 17). — Ph. Van Tieghem, *Un nouvel exemple de tissu plissé* (*Journal de Botanique*, 1891). — Rimbach, *Ueber die Ursache d. Zellhautwellung in der Endodermis der Wurzeln* (*Berichte d. deutsch. Bot. Ges. Tome XI, p. 94*).

ment lié à la contraction de la racine, et que, lorsque la racine ne se contracte pas, l'endoderme n'est pas plissé.

D'autre part M. Van Tieghem tend à ne pas admettre la préexistence des plissements et voici pourquoi. Il a montré que ces cellules à cadre lignifié ne sont pas limitées exclusivement à l'assise la plus interne de l'écorce mais que (en dehors de l'endoderme qu'elles caractérisent toujours, dans la racine du moins), elles peuvent apparaître à différentes profondeurs dans l'écorce et jusque dans l'assise pilifère. Quand elles occupent cette situation, et c'est le cas dans la racine de plusieurs Conifères et Cycadacées, leur étude sur le vivant devient possible. Or, sur la racine intacte, M. Van Tieghem a vu le cadre *non plissé* et il en conclut « qu'il doit en être de même dans l'endoderme, bien que la situation profonde de cette assise ne permette pas de s'en assurer directement » (*l. c.*, p. 169).

Mais ce n'est là qu'une inférence; et, puisque d'après M. Schwendener le plissement est dû à une diminution de tension, si cette diminution ne se produit pas, le cadre conservera sa forme plane. On ne peut donc pas conclure de l'aspect d'une assise à cadres dans une région déterminée à celui qu'elle aura dans une autre.

De plus, si on examine la racine dans une région où la contraction ne s'est pas encore produite, on ne trouvera pas de plissements alors qu'il suffirait de l'examiner un peu plus haut, dans la région déjà contractée, pour trouver des plissements très nets.

Cette assise peut être plissée dans un cas, parfaitement rectiligne dans l'autre. Bien mieux, dans la même couche, dans l'endoderme, les cadres peuvent être plissés ou dépourvus de plissements. M. Van Wisselingh avait déjà noté que, chez certaines Phanérogames, les plissements endodermiques font défaut, et j'ai observé chez les Cryptogames vasculaires des faits identiques. Les cadres de l'endoderme de la racine des Ophioglosses ou des *Angiopteris* sont absolument plans. Ceux des *Equisetum* sont plissés.

Lorsqu'un cadre revient sur lui-même, il doit certainement y avoir un moment où, la limite d'élasticité étant dépassée, les plissements font place à des fentes. Ceci arrive plus tôt ou plus tard, suivant le degré de flexibilité de la substance qui les constitue, et toutes ces baguettes — subérifiées ou lignifiées? lequel des deux, c'est bien difficile à dire — qui font corps avec la membrane dans les cellules de l'endoderme, ne sont pas également élastiques. Les unes se plisseront facilement; chez les autres, plus rigides, il se formera des fentes. C'est ce que j'ai observé dans la racine des *Ophioglosses*, dans la tige des *Botrychium*, dans la feuille du *Fadyenia prolifera*, etc.; car l'endoderme se présente partout avec les mêmes caractères et les détails que je donne ici, à propos de la racine, me dispenseront de plus amples développements quand je parlerai de la tige et de la feuille. Voici donc ce que j'ai vu dans la racine de l'*Ophioglossum vulgatum*.

Si on examine une coupe transversale de racine d'*Ophioglossum vulgatum* très âgée où la couleur jaune primitive a fait place à une teinte brunâtre, on voit très fréquemment les cadres lignifiés des parois longitudinales des cellules endodermiques recouverts d'un dépôt particulier qui prend, avec le bleu d'aniline, la teinte caractéristique des dépôts calleux (*Callose* de M. Mangin) (1). L'ensemble de ce dépôt affecte la forme d'une lentille biconvexe où le plan de séparation des deux parties symétriques représenterait le cadre lignifié (fig. 3). Les réactifs montrent que la composition de ce cadre n'est

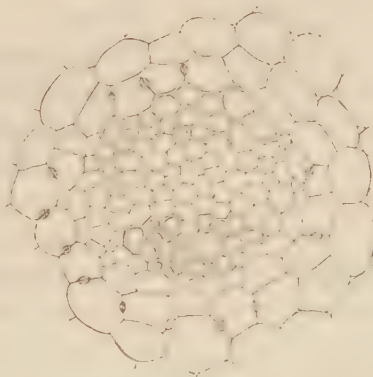


Fig. 3. — *Ophioglossum vulgatum*, racine.
— Dépôts calleux sur le cadre endodermique (Gross, 200).

(1) Voir au chapitre III le paragraphe relatif aux tubes criblés.

pas modifiée : ces bandes lignifiées prennent avec le vert malachite, après dissolution de la substance calleuse par l'hypochlorite, une coloration très nette. Il est même possible



Fig. 4. — *Ophioglossum vulgatum*, racine. — Paroi radiale de cellule endodermique vue à plat, montrant les fractures des cadres et le début des dépôts calleux (Gross. 425).

en laissant subsister le dépôt calleux de faire apparaître, par une double coloration, la différence de composition de la membrane et de son revêtement. Les coupes longitudinales montrent sur les cadres ces traînées de substance calleuse ; mais l'étude à un grossissement suffisant fait voir que ce dépôt n'est pas uniformément réparti. Le cadre paraît rayé transversalement de bandes calleuses assez irrégulières, qui, par leur confluence, donnent au premier abord l'illusion d'un dépôt homogène recouvrant la partie lignifiée, et ne s'étendant pas à la partie cellulosique de la membrane.

Pour arriver à se rendre compte du mode de formation de ce dépôt, il est nécessaire d'examiner des racines plus jeunes. Ça et là dans une semblable racine, surtout en face des points où le parenchyme cortical a été plus ou moins entamé (et cette blessure se traduit extérieurement par une petite cicatrice brune), on voit la baguette du cadre endodermique fendue ou seulement entamée sur le bord. Les lèvres de cette fente deviennent le siège d'un dépôt calleux qui s'étend peu à peu de part et d'autre de la fracture. Si la fente embrasse toute la largeur du cadre, son ensemble présente vue de face une vague ressemblance avec un stomate dont la fente serait l'ouverture et le dépôt calleux les cellules de fermeture (fig. 4).

On voit ainsi souvent sur une même cellule endodermique

un certain nombre de ces formations à différents états de développement. Ces productions prenant naissance à une faible distance les unes des autres, les cals tendent à confluer et le cadre paraît couvert du dépôt continu que nous avons décrit plus haut. Bien souvent, dans les racines assez jeunes, on ne trouve ces fractures endodermiques qu'à des intervalles assez éloignés et encore ne se montrent-elles souvent que sur quelques parois radiales. Mais, dans les racines très âgées et qui ont commencé à s'altérer, on peut les trouver facilement, et en coupe transversale l'endoderme de la racine rappelle alors comme aspect l'endoderme de certaines Conifères où le cadre lignifié est entouré d'un dépôt de cellulose. Dans l'Ophioglosse, ces dépôts calleux se rencontrent aussi sur les faces supérieures et inférieures des cellules.

En somme, il y a là deux faits bien distincts, la rupture de l'endoderme et le dépôt sur le bord des fentes d'une substance spéciale ayant les réactions du cal des tubes criblés, sans que je prétende, bien entendu, identifier ces deux produits.

Dans les *Equisetum*, je n'ai rien observé de semblable, probablement parce que je ne me suis pas placé dans de bonnes conditions; mais la question demande de nouvelles recherches.

En résumé, il y a deux sortes d'endodermes, ceux qui se plissent, ceux qui ne se plissent pas. Parmi ces derniers, il en est peut-être qui pourraient se plisser sans rupture dans des conditions déterminées; en tous cas, certains autres paraissent assez peu élastiques, et se fracturent quand la cellule a, pour une cause ou pour une autre, perdu de sa turgescence. Il reste à savoir si, dans les endodermes élastiques plissés, le plissement ne peut être accompagné de ruptures du cadre, et si, comme il arrive pour les endodermes à cadres rigides, les lèvres des fractures sont le siège d'un dépôt particulier présentant avec le cal des tubes criblés certaines analogies de coloration (1).

(1) Je reviendrai d'ailleurs très prochainement sur ces questions. La présence de ces cadres, plissés ou non, paraît être un fait absolument général

Chez les Fougères, les Hydroptérides, les Équisétacées, les cellules endodermiques sont aplaties tangentiellement; chez les Ophioglosses, elles le sont beaucoup moins et chez les Marattiacées (1) elles sont fort larges.

Dans tous les cas, la cellule contient un noyau, un protoplasma finement granuleux et de très nombreux globules d'une substance grasse qui prend avec la teinture d'al-kanna une coloration rouge caractéristique. Dans certains cas, cette coloration se montre si intense qu'on n'a pas besoin de rechercher où sont les cadres pour déterminer l'endoderme. Seuls parmi les Filicinées, les *Trichomanes* ont un endoderme amylofère (2).

Formations secondaires. Cicatrisation des blessures. — M. Van Tieghem (3) a signalé depuis longtemps les *productions péridermiques* de la racine des Marattiacées. Plus récemment (4), il a montré que dans les grosses racines d'*Angiopteris* il se fait, outre le liège, une couche assez épaisse de phelloderme. Nous ajouterons seulement que ce liège n'est pas lignifié, mais imprégné d'une substance analogue à celle qui brunit les membranes des Fougères et leur donne la résistance que nous avons déjà signalée.

Les racines d'*Ophioglossum* ne forment pas de liège; mais si l'on vient à détacher une lanière d'écorce, on voit la série la

dans la racine. Nous verrons plus loin, à propos de la tige, qu'il n'en est pas toujours ainsi et que, distincts à la base, ils peuvent disparaître plus haut (*Ophioglossées*, *Marattiacées*).

(1) D'après M. Kühn (l. c., p. 471 et 480), l'endoderme de la racine du *Kaulfussia* et du *Marattia fraxinea* aurait ses cellules faiblement épaissies sur leurs faces externes, subérifiées et lignifiées sur leurs faces radiales, subérifiées seulement sur leurs faces internes. Je n'ai pas étudié ces deux plantes, mais dans l'*Angiopteris evecta*, on n'observe rien de semblable, et les faces externes et internes sont celluloseuses et nullement cutinisées. Quant aux faces radiales, elles sont munies de très larges cadres lignifiés, mais à un degré beaucoup moindre que les places correspondantes de l'endoderme des Fougères (réaction de la phloroglucine et de l'acide chlorhydrique).

(2) Lachmann. *Structure de la racine des Hyménophyllacées* (Bull. de la Soc. Bot. de Lyon, 1886).

(3) *Mémoire sur la racine*, p. 70.

(4) Bull. Soc. Bot., de France, 1883, p. 171.

plus externe des cellules restées intactes épaissir fortement ses membranes du côté de la blessure, prendre en un mot tous les caractères particuliers à l'assise la plus superficielle de la racine (assise pilifère).

C'est par un mécanisme analogue que la racine des Fougères se répare quand elle a été endommagée. Les cellules limitant la blessure épaississent très fortement leur paroi externe, qui s'imprègne en même temps de la substance brune connue. Mais comme cette formation est surtout développée dans la tige, c'est à ce propos que nous en parlerons plus longuement.

STÈLE (CYLINDRE CENTRAL) (1)

Péricycle. — Toujours formé d'éléments parenchymateux, le plus souvent monosériés ou bisériés, quelquefois (*Balantium antarcticum*) constitué par de larges cellules qui, tout en étant peu nombreuses, arrivent à donner à cette région de la racine une épaisseur assez grande, le péricycle offre trop peu d'intérêt pour que nous nous y arrêtions. Signalons seulement sa disparition totale ou partielle dans les racines du *Botrychium Lunaria*. Dans tous les Ophioglosses, aussi bien ceux à racines normales que ceux construits sur le type de l'*O. vulgatum*, le péricycle existe au dos des faisceaux ligneux, mais manque régulièrement en dehors des faisceaux libériens; on voit alors les tubes criblés toucher directement l'endoderme.

La très grande majorité des racines de Polypodiacées présente ordinairement la structure binaire qui est aussi celle des Ophioglosses à racines normales et du *Botrychium Lunaria*, lequel possède également des racines ternaires. Celles-ci se montrent dans les *Todea*, chez les Osmondacées, l'*Ophioglossum decipiens* G. Poir. (et chez cette plante seulement parmi les *Euophioglossum*), les *Ophioglossum pen-*

(1) P. Lachmann, *Structure et croissance de la racine des Fougères*, l. c.

dulum et *palmatum*, l'*Helminthostachys zeylanica*, les Gleichéniacées, les Hyménophyllacées, peuvent posséder dans leurs racines un nombre de faisceaux bien supérieur à 3; mais c'est dans les Marattiacées que ce nombre s'élève le plus, puisque dans les grosses racines d'*Angiopteris* on peut compter jusqu'à 15 faisceaux libériens en alternance régulière avec autant de faisceaux ligneux.

Liber (1). — M. Van Tieghem constate que, dans la racine du *Lastræa thelipteris*, le liber est formé de cellules très étroites et fort longues, à section polygonale irrégulière, à cloisons transverses horizontales, à contenu granuleux, grisâtre et azolé, à paroi lisse, blanche et brillante, s'épaississant par les progrès de l'âge. Il n'a pas réussi à y voir de ponctuations grillagées. — M. Russow signale seulement ce fait que, dans la racine du *Marsilia*, les tubes criblés arrivent jusqu'au contact des vaisseaux, mais il ne nous dit rien de la structure de ces éléments, s'ils diffèrent ou non de ceux de la tige. — M. de Bary, après avoir rappelé les traits généraux de la structure de la racine des Fougères, déclare qu'en ce qui concerne le liber, la question demande de nouvelles recherches. — M. Terletzki décrit comme il suit le liber de la racine du *Struthiopteris germanica*: « De chaque côté du bois, on trouve un arc de cellules conductrices simples (*einfache Leitzellen*), qui ont à peu près le diamètre des cellules de parenchyme qui les entourent. Sur des coupes transversales, elles se distinguent des cellules de parenchyme conducteur situées en dedans, en ce qu'elles paraissent vides et ne contiennent que quelques granulations accolées contre les parois et jaunissant par l'iode, tandis que les cellules de parenchyme sont remplies d'amidon, prenant avec l'iode une coloration bleue. Les cellules conductrices simples sont

(2) Pour la bibliographie du liber de la racine, voir surtout: Van Tieghem, *Mémoire sur la racine*, p. 61 et 72. — De Bary, *Vergleichende Anatomie*, p. 378. — Terletzki, in *Pringsheim Jahrb. f. Wiss. Bot.*, t. XV, p. 472. — Holle, *Die Vegetationsorgane d. Marattiaceen*, *Bot. Zeit.*, 1876, p. 215. — Kühn, *Flora*, 1889, p. 471 et 480.

très allongées, à parois minces et non lignifiées. Elles se terminent en pointe et sont dépourvues de cloisons transversales. Leurs parois longitudinales sont lisses *et on n'y voit pas de plaques criblées*. Leur contenu consiste en une couche mince de protoplasme pariétal, comme on en trouve dans les cellules criblées (*Siebzellen*) du rhizome. Dans ce protoplasme pariétal granuleux se colorant en jaune par l'iode, on trouve un certain nombre de petits corps très réfringents adhérant fortement à la paroi. Ces corpuscules présentent les mêmes réactions que ceux que l'on trouve à l'intérieur des cellules criblées du rhizome; ils se colorent en jaune par l'iode, en brun par le chlorure de zinc iodé, et se gonflent sans se dissoudre dans la potasse. Je n'ai pas trouvé de pores dans la paroi des cellules conductrices simples, ni observé de communication entre leur contenu et celui des cellules voisines; cependant il me paraît peu probable qu'elles soient absolument closes. Peut-être les filaments protoplasmiques qui traversent de l'une à l'autre sont-ils tellement ténus qu'ils échappent à l'observation. Ces cellules ne contiennent pas d'amidon. » La partie libérienne de la racine du *Pteris aquilina* présente, d'après M. Terletzki, une structure analogue.

Les auteurs qui ont étudié les Marattiacées, M. Holle, et plus récemment M. Kühn, ne donnent pas de détails sur l'arrangement des éléments libériens et la structure des tubes criblés dans la racine de ces plantes, et c'est encore dans le Mémoire de M. Van Tieghem que l'on trouve le plus de détails sur la structure du liber de la racine de l'*Angiopteris evecta* et du *Marattia laevis*. Dans la première de ces espèces « le faisceau libérien commence par un groupe de cellules étroites à parois épaisses et brillantes, à contenu sombre, et se termine en dedans par deux ou trois larges cellules munies sur les faces en contact de grandes taches ovales grises et pointillées ». Les faisceaux libériens de la racine du *Marattia laevis* sont exclusivement formés de cellules étroites sans larges cellules grillagées internes.

Mes observations sur le liber de la racine peuvent être résumées comme il suit :

1° Les faisceaux libériens sont formés de deux sortes d'éléments : des *cellules libériennes* et des *tubes criblés*.

2° Les cellules libériennes sont allongées, pourvues d'un gros noyau et d'un protoplasme abondant.

3° Les tubes criblés peuvent se rapporter à deux types : le premier caractérisé par des cloisons transverses perpendiculaires aux faces principales et ne portant qu'un seul crible (*type Courge*, Lecomte) (1); le second reconnaissable à ses cloisons transverses très obliques portant d'autant plus de cribles que leur obliquité est plus grande (*type Vigne*, Lecomte). On trouve, en outre, *sur les faces longitudinales des punctuations isolées ou réunies en très petits groupes*, constituant rarement des cribles aussi développés que ceux des faces transverses. Le contenu de ces tubes est un liquide hyalin tenant en suspension de nombreuses sphérules réfringentes, rassemblés surtout au niveau des cribles et des punctuations isolées (fig. 5). Il n'y a pas de noyau. La membrane est cellulosique; dans certains cas (*Cibotium Schiedei*), elle prend directement par l'iode une teinte bleu savon.

Les pores, dont l'ensemble constitue un crible et dont les parois sont assez abruptes (Ophioglosse) ou doucement inclinées (Fougères), sont, de très bonne heure, le siège du dépôt d'une substance qui, autant du moins qu'on en peut juger par des réactions colorées ou microchimiques, paraît identique à celle signalée par M. Hanstein sur les cribles des Phanérogames, où elle constitue les *cals*. Cette substance (*Callose* de M. Mangin) est de composition chimique inconnue. On la trouve bouchant les pores des cribles dans les tubes de la racine des Equisétacées, des Marsiliacées et des Fougères, mais elle manque aux Ophioglossées (*Ophioglossum*, *Botrychium*) et aux Marattiacées. Les pores se correspondant de part et d'autre de la paroi cellulaire, les bouchons

(1) H. Lecomte, *Liber des Angiospermes* (Ann. des sc. nat., Botanique, 1889, t. X.)

calleux se trouvent dans le prolongement l'un de l'autre, mais je n'ai pu voir s'ils étaient en continuité de substance ou bien s'ils étaient séparés par une membrane. Ainsi, dans ces tubes, il y a deux choses bien distinctes que M. Terletzki a confondues sous la même dénomination de « corps très réfringents adhérant fortement à la paroi » ; ce sont, d'une part, ces *sphérules* qui existent dans tout le tube, mais sont surtout abondantes au niveau des cribles qu'elles viennent couvrir, rendant souvent difficile l'étude de la structure des pores ; d'autre part, les *bouchons calleux* qui font corps avec la membrane et peut-être la traversent entièrement. Il y a bien des manières de distinguer ces deux productions ; parmi les meilleures, on peut citer l'emploi de l'azoviolet (1). Ce réactif, qui communique aux bouchons une teinte rose vif, laisse les sphérules absolument incolores.



Fig. 5. — *Angiopteris evecta*. — Tube criblé de la racine, les masses noires représentent les sphérules réfringentes (Gross. 550).

Au sujet des tubes criblés, la question la plus délicate à résoudre est celle de leur perforation. Pour les Fougères, cette question sera examinée plus loin à propos des tubes criblés de la feuille, beaucoup plus gros et par conséquent d'une étude beaucoup plus facile que ceux de la racine. Quant à ceux des Marattiacées et des Ophioglossées, je les ai étudiés avec soin et *leur perforation ne me paraît pas douteuse*. Si l'on se contente d'examiner des matériaux frais ou durcis dans l'alcool, il est impossible de décider si, oui ou non, les articles communiquent les uns avec les autres, ou plutôt il semble bien certain que les pores sont imperforés. Mais si l'on applique à ces recherches les méthodes en usage pour déceler les communications protoplasmiques intercellulaires dont il sera ques-

(1) L. Mangin, *Sur les réactifs colorants des substances fondamentales de la membrane*. Comptes rendus, juillet 1890.

tion plus loin à propos de la feuille, on voit dans le fond des pores de fins canalicules établissant la communication entre deux tubes criblés et aussi entre les tubes criblés et les cellules libériennes. Nous donnons ici (fig. 6) deux figures relatives aux tubes de la racine de l'*Ophioglossum vulgatum*. La première (a) représente un de ces tubes après l'action de la solution d'azoviolet qui ne laisse voir dans la membrane aucune trace de perforation ; la seconde (b) et (c) représente un autre tube après gonflement des membranes

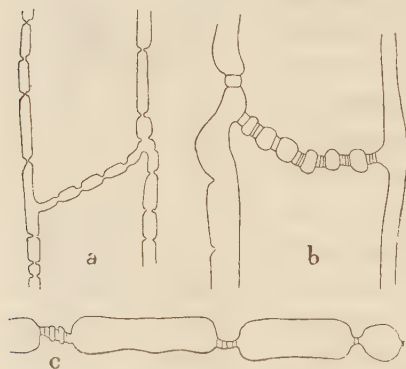


Fig. 6. — *Ophioglossum vulgatum*. — Tube criblé de la racine. — a, avant l'action de l'acide sulfurique ; b, un autre tube après gonflement et coloration ; c, portion de paroi longitudinale du même tube criblé montrant les cribles ouverts (Gross. 560).

par l'acide sulfurique et coloration par le violet de méthyle. L'épaisseur de la membrane qui fait le fond des punctuations s'est notablement accrue, et on la voit traversée par des stries assez grosses ; les pores qui existent sur les faces longitudinales présentent le même aspect, comme le montre le fragment (c) de paroi figuré ci-contre.

Ces deux sortes de tubes criblés, que nous avons désignés par abréviation sous

les noms de tubes du type Courge et tubes du type Vigne, sont très inégalement répandus dans la racine des plantes qui nous occupent. Le second type est de beaucoup le plus largement représenté ; le premier se rencontre surtout dans les racines des *Marsilia* et des *Equisetum*.

Dans la majorité des cas, on n'observe pas de grandes différences dans le diamètre des tubes criblés d'un même faisceau, suivant qu'ils occupent la partie centrale d'un arc libérien ou au contraire les extrémités. Aussi les exceptions offertes par les racines du *Balantium antarcticum* et celles de beaucoup de *Pteris*, etc., méritent-elles d'être mention-

nées ; chez ces plantes, des tubes relativement très larges se trouvent aux deux extrémités de l'arc libérien, dont la partie centrale est occupée par des éléments à section plus étroite, et dans lesquels il est souvent difficile (surtout pour la première de ces espèces) de découvrir les cribles, et de discerner les tubes criblés des cellules de parenchyme. Quant à l'arrangement à l'intérieur d'un faisceau des deux éléments constitutifs du liber, il est impossible de formuler une règle générale sur les rapports de position. Tout ce qu'on peut dire, c'est que le bord externe du faisceau libérien qui touche le péricycle est toujours occupé par des tubes criblés.

Bois (1). — M. Van Tieghem a décrit le type de structure du bois le plus répandu dans la racine des Fougères ; c'est celui dans lequel les vaisseaux sont disposés en une bande diamétrale dont les deux extrémités correspondent aux groupes de *protoxylème*, et dont la partie moyenne constitue le *deutoxylème*.

De nombreux *Polypodium*, *Pteris*, *Adiantum*, *Acrostichum*, etc., présentent cette structure dans leurs racines. Mais il convient de mentionner une autre disposition qui, au fond, est celle décrite par M. Van Tieghem, avec quelque chose de plus ; elle est réalisée dans les racines des *Goniopteris meniscioides*, du *Davallia solida*, de l'*Asplenium celtidifolium* et de beaucoup d'autres espèces appartenant à ce dernier genre, principalement celles des sections *Lastræa* et *Diplazium*. Chez ces plantes, on voit se développer sur les flancs de la large bande diamétrale provenant de la fusion des deux faisceaux ligneux d'une racine binaire, des groupes plus ou moins importants de vaisseaux (*métaxylème*), mais ces éléments qui se montrent plus ou moins près de la bande vasculaire diamétrale ne sont jamais accompagnés de ces petits vaisseaux spiralés qui caractérisent le protoxylème.

En somme, au point de vue de la structure du bois, on peut distinguer, dans la racine, deux types suivant qu'il

(1) Van Tieghem, *Mémoire sur la racine*, p. 61 et suiv. — De Bary, *Vergleichende Anatomie*, p. 378.

n'y a pas de métaxylème ou que ces éléments sont développés. Le métaxylème paraît manquer toujours aux racines de Marattiacées et d'Ophioglossées.

Laissant de côté, pour l'instant, les questions relatives à la structure des vaisseaux et à leur contenu, question sur lesquelles nous comptons prochainement revenir à propos du développement, nous ne nous arrêterons qu'aux points suivants :

1° La lignification des vaisseaux qui occupent le voisinage de l'axe est souvent incomplète et toujours tardive; il faut parfois faire des sections à une assez grande distance du sommet en voie de croissance pour trouver, dans une racine, la bande ligneuse diamétrale entièrement développée.

2° Dans des *Ophioglossum* (*Euophioglossum*) à racines normales (*O. ellipticum*, *decipiens*, *Bergianum*, etc.), la réunion vers le centre des deux faisceaux ligneux ne s'opère que très tard, ou même les deux faisceaux restent toujours séparés. Par contre, dans les *Euophioglossum* à racines anormales, le croissant ligneux rejeté sur l'un des côtés du cylindre central (et qui correspond à la bande diamétrale des autres racines binaires complètes) est constitué de très bonne heure. A cet égard, l'*Ophioglossum palmatum* se comporte comme les *Euophioglossum* à racines anormales, et dans cette plante on trouve assez près du sommet le centre de la racine occupé par des vaisseaux.

3° Dans les stèles de la feuille et de la tige, on observe le plus souvent à la pointe interne du bois une lacune plus ou moins développée et provenant du décollement des premiers vaisseaux formés. Dans le bois de la racine, il n'en est généralement pas ainsi, et les vaisseaux restent étroitement unis entre eux. Cependant la racine des Marattiacées fait exception à cet égard, et dans l'*Angiopteris Durvilleana*, par exemple, on peut observer cette dissociation des vaisseaux confinant au péricycle, d'où résulte une lacune très nette à la pointe externe du faisceau ligneux. Cette particularité fait défaut aux Ophioglossées (*Ophioglossum*, *Botrychium*).

Dans ces plantes, en revanche, on sait (1) qu'il subsiste autour du vaisseau une lamelle cellulosique.

Ramification dichotome de la racine d'Ophioglossum vulgatum. — M. Rostowzew (2) a le premier décrit le mode de ramification de la racine de l'*Ophioglossum vulgatum* (3). D'après ce savant, le liber d'une racine se préparant à la dichotomie commence par entourer la bande ligneuse; puis le bois se divise en deux moitiés, une droite et une gauche; après quoi le liber et l'endoderme se partagent à leur tour, et deux stèles se trouvent ainsi constituées à l'intérieur du tissu cortical. Dans ces stèles, le liber entoure d'abord complètement le bois, mais bientôt le liber inférieur disparaissant, il ne reste plus entre l'endoderme et les vaisseaux qu'une couche de cellules qui représentent le péricycle.

Ce que j'ai été à même d'observer ne correspond pas tout à fait à la description donnée par le savant russe. En somme, d'après cet auteur, les deux racines provenant de la division du tronc principal sont tout d'abord caractérisées par ce fait que le liber y entoure le bois; puis, par réduction graduelle des tubes criblés sur l'un des côtés de la lame ligneuse, cette stèle prend la structure habituelle aux racines d'*Ophioglossum vulgatum*. Je n'ai rien vu de semblable, et, dès le début de la dichotomie, la racine ne possède *qu'un seul liber* et conserve toujours cette structure. La stèle qui va se diviser présente bien des tubes criblés à la face inférieure, entre le bois et l'endoderme, mais ces tubes *sont épars*, et non pas *groupés* comme dans le massif libérien normal; puis, la lame ligneuse prend la forme d'un V dont la pointe serait dirigée vers le sol et entre les branches duquel le massif libérien s'insinue peu à peu jusqu'à les séparer

(1) Russow, *Vergl. Untersuchungen*, p. 120.

(2) *Recherches sur l'Oph. vulgatum*, Særtryk af Overs. over d. K. D. Vidensk. Selsk. Forh. 1891, p. 23 (74).

(3) M. Van Tieghem, *Mémoire sur la racine*, p. 108, dit bien : « Si la racine de cette plante vient à se diviser nous savons d'avance que ce sera par dichotomie et dans un plan perpendiculaire à l'axe de la tige, » mais il ne semble pas qu'il ait directement observé cette division.

entièrement. Peu après, le groupe libérien se coupe à son tour et l'endoderme, qui s'est introduit entre les deux stèles, se fendant longitudinalement, ses deux moitiés acquièrent les bandes lignifiées caractéristiques, en même temps que des bipartitions cellulaires répétées amènent la séparation des deux stèles. Ces deux stèles cheminent ainsi sur une certaine longueur en divergeant constamment et, entraînant chacune une portion d'écorce, elles apparaissent à l'extérieur sous forme de deux racines distinctes faisant entre elles un angle très aigu.

J'ai décrit précédemment (1) des racines d'*Ophioglossum vulgatum* se distinguant des racines ordinaires par une double particularité. Chez elles, le faisceau libérien inférieur est développé, et se trouve réuni au faisceau libérien supérieur par une trainée plus ou moins continue de tubes criblés passant au dos des faisceaux ligneux. Or, c'est l'aspect que présentent, d'après M. Rostowzew (2), les racines se préparant à la division, avec cette différence que, d'après cet auteur, le faisceau inférieur est réduit à « plusieurs cellules à parois minces qui ne sont pas différentes de celles du phloème », tandis que dans les racines que j'ai décrites les deux groupes libériens sont également développés. Cette structure, très remarquable en ce qu'elle se rapproche en apparence de celle de certaines tiges (3) n'est pas localisée, mais peut se poursuivre sur une longueur relativement grande. Aussi bien, les avais-je considérées comme une modification des racines ordinaires, représentant une sorte de retour à la structure binaire complète avec liber entourant le bois. Je pense aujourd'hui qu'il est plus rationnel d'admettre que ce sont des racines se préparant à la division, dans

(1) Comptes rendus, 1891.

(2) *Loc. cit.*, p. 75 (24).

(3) Il n'y a pas du tout, comme il semble au premier abord, identité de structure entre ces racines et la tige de l'*Ophioglosse* au-dessous de la première feuille. Dans la jeune tige, le protoxylème est central; dans la racine, il est périphérique. La jeune tige est *centroxyle* (Van Tieghem, *Traité de Botanique*, 2^e édit., p. 763); la racine en question, de même que toutes les racines connues, est *périxyle* (Van Tieghem, *l. c.*).

lesquelles les processus de la dichotomie se succèdent avec lenteur, et où le premier stade est très persistant. Il se pourrait même que ce fussent des dichotomies avortées.

J'interprète ainsi cette structure, (encore que je ne l'aie jamais vue aboutir à une dichotomie), sur la foi des observations de M. Rostowzew, et parce qu'il me semble beaucoup plus logique de la considérer comme le début un peu différent d'un phénomène dont un autre observateur a vu la fin, que comme un retour à une structure binaire normale qui n'a peut-être jamais existé.

La pensée d'assimiler ces racines à deux libers aux racines normales ne me serait probablement pas venue, si je n'avais cru reconnaître ailleurs des modifications analogues. L'étude comparative des autres espèces d'*Ophioglosses* semblait me montrer que pour une même plante, dans la racine, le nombre des faisceaux libériens n'était pas rigoureusement fixe, et que des racines à un seul liber pouvaient très bien réaliser parfois la structure binaire normale et même la structure ternaire. Quant au passage du liber au dos du bois, rencontrant cette structure sans dichotomie dans deux espèces (1) je n'avais pas alors étendu mes recherches à la grande majorité des espèces d'*Ophioglossum*, comme je l'ai fait depuis, sa présence dans l'*O. vulgatum* ne me paraissait pas surprenante. Les arguments tirés de l'anatomie comparée n'ont, dans le cas présent, aucune valeur démonstrative, ou, pour mieux dire, ils n'existent pas.

J'avais cru, en effet, trouver sur une plante du Mexique, distribuée par Bourgeau sous le numéro 3073, des racines dont les unes avaient la structure de celles de l'*Ophioglossum vulgatum*, tandis que les autres étaient binaires, d'autres encore à trois faisceaux libériens alternant avec trois faisceaux ligneux. La plante dont la détermination est due à Eug. Fournier, portait l'étiquette : *O. reticulatum*. Or, sous le même numéro, figurent deux espèces dont les racines

(1) *Oph. decipiens*, *O. palmatum*.

avaient été mêlées, et dont les unes, anormales, appartenaient bien à un *Ophiogl. reticulatum*, tandis que les autres, normales binaires ou ternaires, provenaient d'une plante non encore décrite, l'*Oph. decipiens* G. Poirault (1). Il n'y a, jusqu'à preuve du contraire, aucune raison d'admettre qu'une espèce possédant des racines anormales en puisse produire de normales.

Au demeurant, mes premières observations sur ces singulières racines d'*Ophioglossum vulgatum* étaient et restent exactes; l'interprétation seule doit en être modifiée. Ce sont très probablement des racines se préparant à la division et dans lesquelles le premier stade persiste.

Maintenant nous avons vu que, d'après M. Rostowzew, la racine issue de la dichotomie conserve quelque temps son anneau libérien continu; puis, peu à peu, par réduction du liber inférieur, la structure ordinaire apparaît. D'après ce que j'ai vu, il n'est pas douteux qu'il en puisse être autrement et que la racine dichotome n'ait, dès l'origine, qu'un seul faisceau libérien. Il semble donc, en dernière analyse, que les modifications de structure accompagnant la ramification ne soient pas toujours rigoureusement identiques, comme si dans ces dichotomies, *très rares* en somme, — et c'est pour cela que j'ai insisté sur les détails — les changements de structure corrélatifs d'une modification morphologique extérieure perdaient de la constance qui les

(1). *Ophioglossum decipiens* G. Poir. Rhizomate cylindrico, radicibus haud numerosis (more *O. vulgati*) sæpe nigricantibus, aliquando gemmiparis; Foliis binis; petiolo epi vel breviter hypogæo; pedunculo e basi laminæ oriundo; lamina regulariter elliptica distincte apiculata; non ultra medium vitta pallida percursa, subtus pallidiore; nervis intransitibus 7-9; mediano sæpius paulo validiore, flexuoso, usque ad apicem distincto, unum vel duos laterales tandem in rete dissolutos emittente; lateralibus (id est nervi qui non e mediano sed e lateralibus fasciculis petioli oriuntur) sensim divergentibus marginem in rete dissolutis petentibus; venis basalibus porrectis, reliquis subporrectis seu transversis; venulis versus marginem copiosis conjunctivis liberisque, sæpe in rete inclusum anastomosantibus; pedunculo laminam duplo superante; sporangiis 15-35 jugis, apice brevi acuto; sporis 40-45 μ latæ, areolis, subrotundis, striis non elevatis.

Hab : « Borrego, région d'Orizaba » Cl. Bourgeau septembre 1866 legit (Herbier de la commission scientifique du Mexique n° 3073).

caractérise dans les phénomènes qui se répètent avec régularité. Dans ces formations exceptionnelles, qu'un tissu comme le tissu criblé se montre en des points où il ne préexistait pas ou qu'il n'apparaisse pas, le but final, c'est-à-dire la scission de la racine n'en sera pas moins atteint.

Des racines gemmipares. — On sait que certaines plantes produisent, sur leurs racines jeunes, des bourgeons qui se développent en autant de tiges adventives (1).

Pour les Fougères, l'un des exemples les plus anciennement connus est celui du *Platygerium Wallichii* observé par M. Sachs, et décrit depuis avec beaucoup de détails par M. Rostowzew (2). De son côté, M. Laehmann (3) avait déjà signalé la gemmiparité des racines d'*Asplenium esculentum*. Pour les détails de cette transformation, dont nous n'indiquerons ici que les traits principaux, le lecteur devra se reporter au Mémoire de M. Rostowzew.

Les pieds dont les racines présentent semblable transformation ne portent pas de feuilles fertiles. Les bourgeons y naissent tantôt à l'extrémité d'une racine principale, tantôt à la place d'une racine latérale.

Le phénomène consiste essentiellement en ce que la cellule terminale de la racine se transformant en cellule terminale de tige, l'axe de la nouvelle tige vient se placer dans l'axe de la racine. Le produit du cloisonnement de cette cellule terminale est d'abord un méristème, où il est assez difficile de reconnaître une limite entre l'écorce et le cylindre central; ce méristème s'organise bientôt et donne au centre des vaisseaux entourés par un anneau de tubes criblés, un péricycle, un endoderme et une écorce à la périphérie. A la surface apparaissent des poils capités sécréteurs protégeant

(1) Le lecteur trouvera de nombreuses indications bibliographiques relativement à la gemmiparité des racines chez les Phanérogames, dans les Mémoires de M. Beyerinck (*Beobachtungen u. Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln*. Amsterdam, 1886. p. 17), et de M. Rostowzew, *Beiträge z. Kenntniss de Gefässkryptogamen*, *Flora*, 1890, p. 155.

(2) *Loc. cit.*, p. 159.

(3) *Contribution à l'histoire naturelle de la racine des Fougères* (*Bull. de la Soc. bot. de Lyon*, 1889, p. 139 du tirage à part).

le jeune bourgeon et aussi des poils écailleux. La première feuille apparaît bientôt ; et, en même temps qu'elle, souvent avant elle, la première racine.

Cette formation de bourgeons se produit sur des racines de tout âge, aussi bien sur des racines âgées que sur des racines latérales encore incluses dans l'écorce. Du moins, les bourgeons nés sur des racines correspondant exactement par leur position à des racines latérales, on peut les considérer comme résultant de la transformation directe de celles-ci.

J'ai eu occasion d'observer à plusieurs reprises des bourgeons nés à l'extrémité des racines dans l'*Asplenium cultrifolium* ; mais je ne saurais dire, n'ayant pas suivi la gemmation, si les choses se passent comme pour le *Platynerium*, et je me contente de signaler le fait de la production de bourgeons par les racines de cette plante.

De toutes les plantes cryptogames à racines gemmipares, la plus connue est certainement l'*Ophioglossum vulgatum* (1). D'après M. Van Tieghem (2), cette gemmation radicale s'opérerait de deux manières distinctes : tantôt ce serait le cône végétatif de la racine qui formerait une tige, comme nous venons de le rappeler pour le *Platynerium* ; tantôt un point quelconque de la racine donnerait un bourgeon qui se développerait plus tard. M. Beyerinck (3) ne parle pas de ce deuxième mode de bourgeonnement, mais il admet, avec M. Van Tieghem, que les bourgeons formés à l'extrémité des racines résultent de la transformation pure et simple d'un sommet de racine en sommet de tige feuillée.

Cette opinion d'après laquelle, dans l'Ophioglosse, la tige et les feuilles sont produites par le mamelon radiculaire terminal transformé, ne se trouve confirmée ni par les recherches de M. Rostowzew, ni par les miennes, de très

(1) Newmann, *British Ferns*, 1844, cité par Duval Jouve, in *Etudes sur les pétioles des Fougères*, Haguenau, 1862. — Stenzel, *Stamm und Wurzel von Ophioglossum vulgatum* (*Nova Acta Nat. Cur.*, t. XXVI, 1857).

(2) *Mémoire sur la racine*, p. 111.

(3) Beyerinck, *loc. cit.*, p. 18.

peu postérieures à celles du botaniste russe. Le bourgeon se forme *tout près de l'extrémité*; mais, même quand il est assez développé, on peut s'assurer, par une coupe longitudinale, qu'il constitue une production *latérale* et que la racine, *qui ne perd jamais sa coiffe*, continue sa marche. Ce que M. Van Tieghem a pris pour le cône de la racine relevé vers le ciel, n'est autre chose que la première feuille qui bientôt perce l'écorce pour faire saillie au dehors.

Un des plus grands obstacles à l'étude des premiers états de cette gemmation n'est pas tant l'exécution des coupes que l'obtention de matériaux convenables. Si toutes les racines étaient gemmipares, le travail serait bien facilité; mais il est loin d'en être ainsi, du moins dans les conditions ordinaires; et même en bornant son examen à la racine qui a déjà produit plusieurs bourgeons, et qui est presque toujours plus volumineuse que les autres; il en faut déterrer un très grand nombre pour avoir la série du développement. Aussi vais-je indiquer un moyen d'obtenir en aussi grande quantité qu'on le voudra de bons matériaux d'étude (1). Pour cela, il suffit de couper les racines à quelques centimètres de leur extrémité, aussi bien celles qui ont déjà bourgeonné que les autres qui, d'ordinaire, ne bourgeonnent pas et de les conserver dans la terre humide, ou mieux dans l'eau, à la température du laboratoire, pour les voir au bout de quelques semaines former près de leur extrémité des bourgeons dont il est facile de suivre toutes les phases du développement. En conservant des pieds entiers portant encore les extrémités de leurs racines intactes, on n'obtient le plus souvent rien de semblable, l'activité végétative se portant alors sur le bourgeon de la tige, qui développe ses feuilles préformées et en produit de nouvelles; cependant, j'ai eu deux bourgeons formés dans ces conditions. Pour avoir des bourgeons à l'extrémité de racines encore attla-

(1) J'adresse à M. Boudier, le savant mycologue de Montmorency, l'expression de mon affectueuse gratitude pour les services qu'il m'a rendus dans mes recherches sur l'*Ophioglossum vulgatum*.

chées à la tige, il est presque toujours nécessaire de couper le sommet de cette tige.

On peut ainsi suivre sans peine les diverses phases de la gemmation, dont nous indiquerons rapidement les apparences extérieures. L'extrémité de la racine prend d'abord une teinte jaune paille clair et se gonfle très légèrement; puis le sommet primitivement conique se renfle en une sphère qui

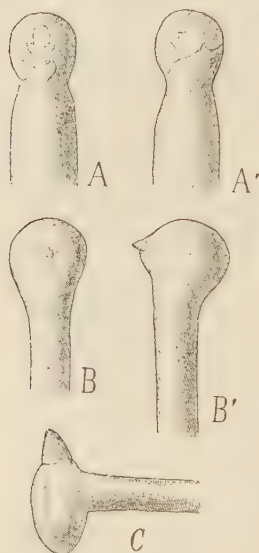


Fig. 7. — *Ophioglossum vulgatum*. — Divers stades de développement du bourgeon.

se laisse bientôt décomposer en une partie supérieure plus volumineuse qui correspond à la première feuille et une partie inférieure qui est le prolongement de la racine-mère, réfractée par suite du développement du bourgeon (fig. 7). De très bonne heure, toute cette extrémité renflée prend une teinte vert d'eau, par suite du développement de chlorophylle. Il va sans dire que, suivant les conditions de température, cette gemmation est plus ou moins rapide; il est donc impossible de fixer le temps nécessaire à l'achèvement des bourgeons; je dirai seulement qu'en été, deux mois ou deux mois et demi après la

section des racines, on peut avoir de jeunes bourgeons dont la première feuille, roulée en cornet, a déjà crevé l'écorce et commencé à s'étaler à l'extérieur.

C'est donc à l'extrémité même de la racine, sous la coiffe, qu'il faut aller chercher la première ébauche des bourgeons, et sur ce point les résultats de mes recherches concordent avec ceux de M. Rostowzew (1). La racine croît par une

(1) *Loc. cit.*, p. 64 (13).

cellule terminale à trois faces donnant trois séries de segments. Cette cellule terminale est assez grande quand on l'examine au début de la période de cloisonnement, mais comme d'une part sa segmentation est très lente et que, d'autre part, ses segments croissent plus vite qu'elle, elle n'est pas toujours très facile à distinguer. Cependant, dans la majorité des cas, il est impossible de douter de son existence. Chaque segment se divise d'abord par une cloison courbe, invisible comme de raison sur des coupes longitudinales; puis, par une autre cloison parallèle à la surface de la racine, le segment se trouve partagé en deux cellules, l'une interne, l'autre externe.

C'est aux dépens de la *partie externe* d'un segment que la jeune tige se développe. Pour cela, ce segment se divise en deux étages superposés, dont le supérieur (c'est-à-dire celui qui se trouve le plus près de la cellule terminale de la racine) se transforme par trois cloisons inclinées successives, en une cellule terminale de tige, tandis que l'étage inférieur donne la première feuille. Celle-ci s'accroît ensuite très rapidement, enveloppée qu'elle est par l'écorce en arrière, la coiffe en avant. En même temps, la segmentation reprenant dans la cellule-mère de la racine, cette racine un moment réfractée, — par suite du développement de la première feuille, puis des divisions de la cellule apicale de la tige qui ont donné la seconde feuille dont l'ébauche est visible de très bonne heure —, reprend sa marche horizontale (1), au fur et à mesure que le bourgeon, dont l'axe, très oblique, d'abord dirigé en avant, prend une position verticale.

A propos du changement de direction de la racine-mère, je dois noter que si le plus souvent cette racine, un moment réfractée, se redresse pour reprendre sa course horizontale, il est des cas où elle demeure réfractée et pique plus ou moins verticalement dans le sol; les tiges qu'elle porte alors

(1) Pour les détails je renverrai le lecteur au Mémoire de M. Rostowzew.

se redressant en vertu de leur géotropisme négatif, ne lui sont plus perpendiculaires, mais viennent se coucher sur elle, et lorsque sa cellule terminale avorte après avoir produit latéralement le dernier bourgeon, ce bourgeon dont l'axe s'est relevé, paraît provenir de la transformation directe du cône végétatif radiculaire.

Ainsi, au point de vue de l'origine du bourgeon dans les racines gemmipares, nous devons distinguer deux cas suivant que c'est la *cellule apicale* de la racine qui changeant de destination construit une tige dans le prolongement même de la racine primitive (*Platygyerium*, *Asplenium esculentum*), ou bien que ce développement s'effectue aux dépens d'un segment *latéral* de la cellule-mère de la racine (Ophioglosse).

Le bourgeonnement dont il a été question jusqu'ici, ne se produit d'ordinaire que lorsque la racine a atteint une certaine longueur. Toutefois, M. Rostowzew a signalé un cas d'accélération de la gemmation qui présente beaucoup d'intérêt. La racine née à l'intérieur de la tige produisant son premier bourgeon au moment de sa sortie de l'écorce, ce bourgeon accolé à la tige paraît une ramification de celle-ci. Le phénomène se répétant à des hauteurs différentes, une même tige peut porter sur ses flancs plusieurs bourgeons qui, en somme, n'ont rien à voir avec elle, qui ne la touchent que par accident, et ne diffèrent des bourgeons radiculaires normaux que par leur précocité. Mais il n'en est pas toujours ainsi, et la gemmation n'est pas nécessairement liée à la production des racines. Des bourgeons adventifs peuvent se produire non seulement près de l'extrémité radiculaire, mais encore à une grande distance du sommet sur des morceaux de tiges coupées et sur des fragments de racines très âgées. C'est ce que nous voudrions établir.

Si l'on coupe une racine d'Ophioglosse et qu'on la conserve quelque temps dans l'air humide, dans la terre ou dans l'eau, on voit se former des bourgeons qui en quelques mois émettent une feuille de 4 à 5 millimètres de longueur. M. Van

Tieghem (1) a vu également des bourgeons apparaître sur des racines anciennement brisées à 1 centimètre environ de la cassure, toutefois ce savant botaniste ne dit pas si ces racines étaient encore attachées à la tige ou si elles en étaient séparées ; il est probable que ces fragments étaient détachés, car

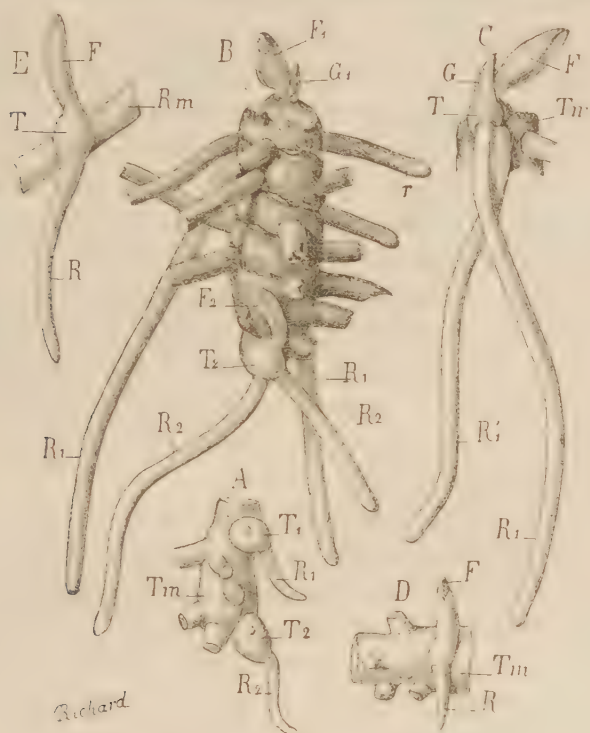


Fig. 8. — *Ophioglossum vulgatum*. — Formation de bourgeons sur des fragments détachés de tiges et de racines.

j'ai obtenu artificiellement quantité de ces bourgeons adventifs et n'en ai jamais observé un seul développé sur une racine tenant encore à la tige. En pareil cas, si le sommet de la tige est intact, il ne se forme pas de bourgeon ; si le sommet a été brisé, les bourgeons apparaissent sur la tige et non sur les racines y attachées. D'autre part, d'après M. Van Tieghem,

(1) *Mémoire sur la racine*, p. 114.

le mamelon caulinaire adventif produirait quatre racines avant de développer une feuille, mais c'est là certainement une anomalie très rare, car j'ai toujours vu ces bourgeons émettre d'abord une racine et, presque à l'opposite, une petite feuille roulée en cornet. Beaucoup plus rarement il se fait deux racines, puis une feuille.

L'étude anatomique de ces formations montre qu'elles sont d'origine endogène et qu'elles ne contractent pas de liaison avec le système conducteur de la racine. On sait d'ailleurs que les bourgeons développés sur des fragments de feuilles de diverses Phanérogames, et que ceux formés normalement sur les racines de beaucoup de Podostémacées conservent la même indépendance. Tandis que, dans l'Ophioglosse, les bourgeons d'origine subterminale sont toujours, ou presque toujours, insérés à la partie supérieure de la stèle, c'est-à-dire du côté correspondant au liber, ces bourgeons adventifs formés ultérieurement sont diversement orientés, s'attachant tantôt du côté du bois, tantôt du côté du liber, tantôt dans une position intermédiaire.

Des fragments de tiges d'Ophioglosse, traités comme nous venons de le dire pour la racine, développent également au bout d'un temps assez court des bourgeons adventifs qui s'attachent tantôt sur les flancs de la tige, tantôt vers la surface de la section sur laquelle ils paraissent insérés (fig. 8, B, C.) L'orientation de ces bourgeons n'est pas fixe, ils peuvent avoir la même direction que la tige-mère, ou former avec elle un angle de 90° (fig. 8, B, D). Ces bourgeons apparaissent à l'extérieur sous la forme d'une protubérance d'un jaune clair, d'où ne tarde pas à sortir une racine (A); au bout d'un certain temps, la surface de ce tubercule se fend pour donner passage, dans une direction opposée à celle de la racine, à un corps conique qui est la jeune feuille.

On le voit, si dans la majorité des cas les bourgeons se forment sur l'extrémité très jeune de la racine, ils peuvent également se produire aux dépens de fragments de tiges et de racines déjà âgés, et sont, dans tous les cas, d'origine endogène.

L'extrémité radiculaire est le point où ils se forment le plus facilement; tant qu'il reste sur une tige une racine à sommet intact, c'est à ce sommet que le bourgeonnement se montre. Si ce sommet a été brisé, et que le point végétatif de la tige soit resté intact, c'est sur ce point que se concentre toute l'activité, il ne se fait pas de bourgeons latéraux, lesquels ne se montrent que lorsque le sommet de la tige a été détruit. Enfin on peut admettre que, dans la très grande majorité des cas, les bourgeons ne se forment sur les racines que lorsque celles-ci ont été complètement détachées de la tige qui les porte.

L'observation de M. Rostowzew mentionnée précédemment offre le plus grand intérêt, non seulement en ce qu'elle montre l'accélération du bourgeonnement, et la racine produisant dès qu'elle le peut, c'est-à-dire dès sa sortie de l'écorce, une tige nouvelle pour réparer l'ancienne brisée, mais encore parce qu'elle nous apprend qu'une racine peut se former assez loin du point végétatif de la tige, fait absolument inconnu jusqu'ici chez les Filicinées. On sait, en effet, que chez les Fougères les racines apparaissent de très bonne heure très près de l'extrémité en voie de croissance et que plus tard dans les parties âgées il ne se fait pas de racines adventives. Les racines des Cyathéacées peuvent tarder beaucoup à apparaître à l'extérieur, mais elles n'en ont pas moins leur origine au point végétatif: ce sont des racines dormantes, voilà tout. Pour l'Ophioglosse, il n'y a rien de semblable; du moins je n'ai jamais trouvé pour ma part de ces racines dans l'intérieur de l'écorce. Lorsque, sur une tige dont le sommet a été détruit, les bourgeons apparaissent très près du sommet primitif, on peut admettre qu'il est resté là des racines préformées et que ce sont elles qui ont donné naissance aux bourgeons; mais quand la formation se produit vers le milieu de la tige, si ce bourgeon est en relation avec un sommet de racine, il faut nécessairement que cette racine se soit produite dans une écorce déjà ancienne. L'origine de ces racines serait intéressante à connaître.

La formation des bourgeons n'est pas *nécessairement* liée au développement des racines, nous l'avons montré tout à l'heure. La *dichotomie* de la tige n'a pas toujours l'origine que lui assigne M. Rostowzew, qui ne veut voir que de fausses dichotomies; il y en a aussi de véritables.

Stenzel, Duval-Jouve et M. Luerssen (1) rapportent que la tige de l'*Ophioglossum vulgatum* peut se ramifier; mais ces auteurs ne donnent aucun détail sur le mode de ramification. Dans son mémoire sur la racine (2), M. Van Tieghem parle incidemment de cette ramification. Il a vu, dit-il, plusieurs fois, deux tiges de même force insérées par un tronc commun à l'extrémité d'une racine génératrice et provenant de la bifurcation du bourgeon primitif, comme c'est le cas pour les Lycopodinéés. Depuis, M. Rostowzew étudiant à nouveau le mode de ramification, arrive à cette conclusion qu'il ne s'agit pas ici de dichotomies du point végétatif, mais que ces bourgeons ainsi accolés à la tige mère, — dans un cas l'auteur en a vu trois sur la même tige —, ont la même origine que ceux formés normalement au voisinage de l'extrémité radiculaire, comme nous l'avons dit plus haut. Le bourgeonnement se produisant au moment où la racine sort de l'écorce de la tige; il semble qu'on ait affaire ici à un vrai bourgeon latéral.

La ramification de la tige de l'Ophioglosse n'a pas exclusivement cette origine, et pour être *fort rare* la dichotomie du point végétatif, déjà indiquée par M. Van Tieghem, n'en est pas moins réelle : c'est ce que je voudrais établir.

Les raisons sur lesquelles M. Rostowzew appuie la conclusion que nous venons de rapporter sont absolument inattaquables.

(1) Stenzel, *Stamm. u. Wurzel von Ophioglossum vulgatum* (Nova Acta Cur. t. XXVI, p. 771. — Duval-Jouve, *Etudes sur les pétioles des Fougères*. Haguenau, 1856-1861, p. 23. — Luerssen, *Rabenhorst Kryptogamen-Flora*, III, p. 542, cités par M. Rostowzew, in *Recherches sur l'Ophioglossum vulgatum*, in *Overs. over. D. K. D. Vidensk. Selsk. Forh.*, 1891, p. 74 (23).

(2) Van Tieghem, *Mémoire sur la racine* (Ann. des sc. nat., 5^e série, t. XIII, p. 114.

Il a vu en effet, et figure à la planche I (fig. 8) de son Mémoire, un bourgeon accolé à la tige-mère, mais la section transversale (figure 4, planche II, ne laisse pas de doute à l'égard de la valeur de ce bourgeon. On voit très bien qu'il est situé sur le trajet d'une racine qui a pris naissance dans l'écorce de la tige. Durant son trajet intracortical cette racine est très reconnaissable à son endoderme. Cette couche cesse d'être différenciée à la base du bourgeon pour reprendre son caractère habituel dans la partie libre de la racine. La

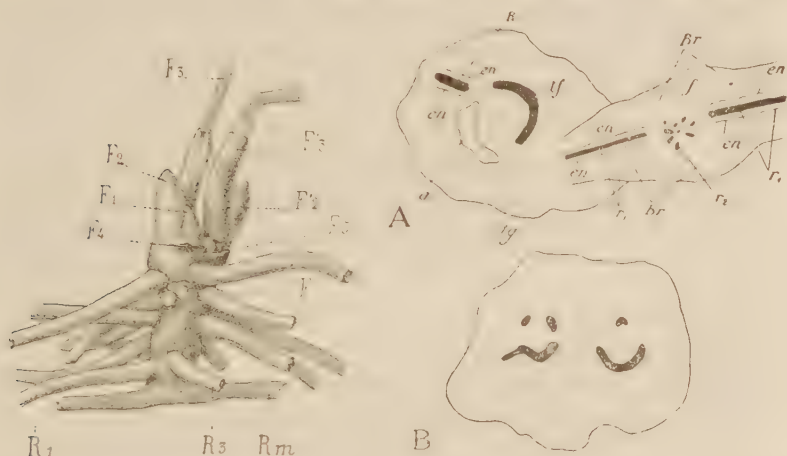


Fig. 9. — *Ophioglossum vulgatum*. — Tige dichotome.

Fig. 10. — *Ophioglossum vulgatum*. — A, coupe transversale de tige, *tg*; on voit une racine *r*, ayant produit un bourgeon *Br*, dès sa sortie de l'écorce (d'après M. Rostowzew); B, coupe transversale de la tige dichotome fig. 9.

racine a un trajet rectiligne, le bourgeon est, à n'en pas douter, inséré sur elle. Etant donné qu'on n'a jamais vu un bourgeon naître sur une racine dont la pointe a été brisée, — du moins tant que cette racine est attachée à la tige —, on est en droit d'admettre que le bourgeon est développé, comme d'ordinaire, aux dépens de la partie externe d'un segment détaché dans la cellule-mère de la racine, et que le bourgeonnement s'est produit au moment où la racine est sortie de l'écorce de la tige. D'autre part, M. Rostowzew n'a jamais

observé ces bourgeons que sur des tiges dont *le sommet avait été brisé*. Les conditions dans lesquelles nous avons observé la ramification dichotome de la tige sont bien différentes. Le sommet était parfaitement intact. Il est vrai que si cette destruction eût été ancienne, et que deux bourgeons se fussent formés près de l'ancien sommet suivant le mode décrit par le savant russe, il se pourrait que, par les progrès du développement ces bourgeons venant à se toucher simulent ainsi une dichotomie véritable. Mais l'étude des coupes transversales successives de la tige permettrait bien de trouver la trace de l'ancienne blessure, et l'on ne découvre rien qui y ressemble. La tige présente à sa base la structure ordinaire, c'est-à-dire qu'elle débute par un cylindre central étroit et sans moelle. Ce cylindre va s'élargissant et se rompt au départ de la première feuille, mais il se referme plus haut pour se rouvrir à nouveau, et chacune de ses moitiés correspond à une tige, présentant chacune la structure normale. Les coupes transversales montrent très bien ces deux systèmes de faisceaux cheminant côte à côte dans l'écorce commune puis divergeant insensiblement pour se séparer plus haut. Il suffit de rapprocher, comme je le fais ici (fig. 10), la figure donnée par M. Rostowzew d'une section transversale de l'unique tige dichotome, pour être persuadé qu'il s'agit dans les deux cas de choses bien différentes.

CHAPITRE II.

LA TIGE.

Si l'on examine l'ensemble des plantes qui constituent l'ordre des Fougères, on est frappé avant tout de la puissance de développement des feuilles, à côté desquelles la tige passe, pour ainsi dire, inaperçue (1). C'est que, sauf les Cya-

(1) Il y a toujours une différenciation en tige et feuille, même chez les Hyménophyllacées. M. Beyerinck avait signalé l'existence d'Hyménophyl-

théacées, dont les *troncs* élancés tout couverts de racines adventives disparaissent parfois sous les Orchidées épiphytes et sous d'autres Fougères plus humbles, et qui élèvent jusqu'à 15 mètres de hauteur une élégante couronne de feuilles, sauf certains *Lomaria*, *Diplazium*, etc., qui ont en raccourci, le port des Cyathéacées, les tiges dressées et ligneuses sont assez rares. Dans un nombre considérable de genres, on ne voit sortir de terre que les pétioles roulés en crosse dans le jeune âge, et la tige est réduite à une *souche* plus ou moins apparente, recouverte par les jeunes feuilles que protège dans leur développement un épais feuillage de poils et d'écailles retenant l'humidité et favorisant ainsi la sortie des racines qui apparaissent très près du sommet.

Ailleurs (nombreux *Aspidium*, *Asplenium*, *Acrostichum*, *Davallia solida*, etc.), la tige est un *rhizome oblique* s'élevant très peu au-dessus du sol, ou un rhizome couché rampant au milieu des mousses, dans les creux de rochers humides, ou bien végétant en épiphyte appliqué aux arbres dans les forêts tropicales (Hyménophyllacées, *Monogramme*, nombreux *Polypodium*, *Acrostichum*, *Aspidium*, *Davallia* etc.). Parfois ces rhizomes disparaissent sous un épais revêtement pileux qui les protège contre la dessiccation (*Polypodium quercifolium*), mais ailleurs ils sont presque nus, ou ne portent que de rares écailles, qui n'interceptant pas la lumière, permettent le développement de la chlorophylle dans les parties superficielles, lesquelles prennent alors une teinte verte, teinte qu'une mince couche de cire produite à leur surface fait souvent passer au glauque ou même au blanc (*Polyp. bipinnatifidum*, *sinuosum*, *patelliferum*, etc.). Cette dernière plante, décrite par M. Burek dans le quatrième volume des *Annales du Jardin botanique de Buitenzorg*, forme à la surface des arbres de larges croûtes résultant de l'enchevêtrement de ses rhizomes très aplatis d'un vert pâle. Ces rhizomes sont habités par des fourmis

lacées à thalle non différencié, comme celui de diverses Hépatiques; c'est une erreur déjà relevée par M. Giesenhagen.

très voisines sinon identiques à celles qui vivent dans les *Myrmecodia*. Les galeries occupées par ces insectes proviennent de la résorption d'un tissu aquifère très développé, qui ne se dessèche que dans les parties âgées, et reste intact dans les parties jeunes. Elles ne communiquent pas seulement avec l'extérieur par la partie postérieure du rhizome; les fourmis pratiquent des ouvertures sur les côtés et à la partie inférieure, beaucoup plus rarement à la face supérieure de la tige. Le *Polypodium sinuosum* présente des particularités analogues. — Ces espèces, de même que beaucoup d'autres appartenant aux genres *Polypodium* et *Acrostichum*, montrent très nettement une différenciation en face dorsale libre et face ventrale appliquée au substratum. Dans l'*Acrostichum variabile* et l'*A. sorbifolium*, cette sole ventrale sur laquelle rampe la tige et où s'attachent les racines, est toute couverte d'un tomentum noirâtre, qui n'est autre chose qu'une agglomération de poils absorbants présentant la structure des poils radicaux; mais ailleurs les racines sont ventrales latérales, et la sole ne porte aucun revêtement pileux. Ces rhizomes dont une face est plane ne sont pas rares chez les Fougères, mais les rhizomes à section elliptique et surtout ceux à section circulaire sont de beaucoup les plus répandus.

Le *Pteris aquilina* nous offre le type d'une troisième catégorie de rhizomes, celle des *rhizomes profonds*, plus ou moins enfoncés dans le sol et chez lesquels le revêtement pileux est bien moins abondant que dans les espèces épiphytes. Ces rhizomes sont particulièrement fréquents dans les genres *Pteris*, *Adiantum*, *Lindsaya*.

Les *rhizomes aphylls* des *Nephrolepis* sont connus depuis longtemps; leur nature morphologique a été démontrée par M. Lachmann. Ce sont bien des tiges, puisqu'ils ont un épiderme différencié, sont dépourvus de coiffe, et que, d'autre part, ils peuvent se renfler, produire des feuilles et reprendre ensuite leur caractère aphyll. Sans doute devons-nous placer à côté d'eux ces *rameaux radiciformes* décrits par

M. Giesenhagen dans certains *Hemiphlebium*, et qui, selon les cas, sont totalement dépourvus à la fois de coiffe et de feuilles (*Trichomanes membranaceum*), ou bien portent des sortes d'ébauches de feuilles susceptibles de se développer dans des conditions déterminées.

Le revêtement pileux des rhizomes de Fougères est principalement constitué par des *écailles* (*paleæ* (1)). Ce sont de minces lames cellulaires attachées à la tige par un pédicule de longueur variable, qui viennent s'appliquer plus ou moins à la surface de l'épiderme. Parfois incolores (beaucoup de Davalliées, etc.), ces écailles ont le plus souvent une teinte fauve, brune ou noire. L'étude microscopique montre qu'elles sont formées, dans la majorité des cas, d'une seule assise de cellules plates, allongées, à cloisons radiales onduleuses. La coloration résulte de l'imprégnation des membranes par cette substance de composition chimique inconnue, qui donne aux parois cellulaires de la racine la couleur brunâtre mentionnée plus haut, et qui se présente dans les tissus de la tige et de la feuille avec les mêmes caractères. Cette substance peut quelquefois imprégner légèrement la membrane dans toute son étendue, mais, pour l'ordinaire, la coloration est localisée à un épaississement de la paroi, principalement de la paroi radiale. Nombre de *Polypodium*, d'*Asplenium*, d'*Aspidium* montrent cet épaississement réduit à une simple baguette de section circulaire n'occupant qu'une partie de la cloison : en pareil cas les faces inférieures et supérieures restent minces. Mais ailleurs (*Drymoglossum*, *Polypodium*), c'est la face externe qui porte des épaississements en fer à cheval, qui descendent en s'atténuant plus ou moins sur les faces radiales. Cette disposition semble bien en rapport avec le rôle protecteur de ces écailles ; on voit en effet que celles qui présentent ce mode d'épaissis-

(1) M. Gœbeler, *Die Schutzvorrichtungen am Stammscheitel der Farne* (Flora, 1886, p. 454). — Bachmann, *Untersuchungen über die systematische Bedeutung der Schildhaare* (Flora, 69, p. 397-398). Beaucoup de *Pleopeltis* ont des écailles formées de plusieurs assises, sauf sur les bords où il n'y en a qu'une seule.

sement externe sont presque sessiles, et s'attachent à la tige par une base de cellules scléreuses également colorées en brun ou en jaune; l'écaille peu élastique ne se relève pas comme le font celles à parois minces qui sont le plus souvent nettement pédonculées, mais vient presque s'appliquer sur l'épiderme, ou n'en est séparée que par un très petit intervalle.

Ailleurs ces écailles doivent seconder très utilement les racines dans leur rôle d'absorption de l'eau. Dans beaucoup de Gleichéniacées où les écailles ont leurs parois minces, on voit qu'elles tiennent à la tige par un massif de cellules lignifiées à parois très largement ponctuées, dispositions éminemment favorables au passage dans l'écorce de l'eau absorbée dans le sol. Dans le *Polypodium lepidotum* Willd., le rôle absorbant des écailles semble bien ressortir d'une autre structure. La plupart des cellules qui constituent l'écaille et qui portent sur leurs faces radiales les épaississements colorés en brun dont il a été question plus haut, ont leurs faces externes tout à fait planes, mais vers la partie centrale de l'écaille on voit des cellules pousser des prolongements papilleux, souvent aussi longs que le diamètre transverse de l'écaille, et qui ont tous les caractères des poils développés sur les racines.

Les poils tubuleux continus semblables aux poils radicaux ne sont pas très rares chez les Hymenophyllacées (1); ils le sont infiniment plus, à ce qu'il semble, chez les Polypodiacées. Mettenius (2) avait déjà signalé leur présence dans l'*Acrostichum axillare*; j'ai déjà dit les avoir observés dans deux autres Acrostichacées à sole ventrale (*Acrost. variable* et *sorbifolium*); mais ils sont particulièrement développés dans la première de ces espèces. Notons, pour terminer, que dans le *Vittaria* des poils semblables à ceux des racines se trouvent sur la tige, mêlés aux poils écailleux. Je reviendrai sur les poils des Fougères dans une prochaine note relative à

(1) K. Giesenhagen, *Ueber hygrophile Farne*, Flora, 1892.

(2) Mettenius, *Hymenophyllaceen*, p. 411.

l'appareil sécréteur de ces végétaux. En effet, ces écailles dont la forme est très variable (1), orbiculaire, peltée, hastée, lancéolée, etc., portent parfois latéralement des prolongements glanduleux sécrétant de la résine ou du mucilage (2). Nous retrouverons, d'ailleurs, ces écailles dans la feuille, où elles se montrent sur le pétiole et sur le limbe, mais elles ne se présentent pas toujours avec les mêmes caractères; et, pour ne prendre qu'un exemple dans les *Acrostichées*, qui sont de toutes les *Polypodiacées* les plantes présentant au point de vue des écailles la plus grande différenciation, nous dirons que si l'on peut observer les mêmes écailles à la fois sur le pétiole et le rhizome (*Acr. Hartwegii*), il arrive parfois (*Acrostichum splendens* Bory, *A. ramosissimum* Fée, etc.) que ce sont au contraire les écailles du limbe qui ressemblent à celles du rhizome, tandis que celles du pétiole en diffèrent. Bien plus, un rhizome peut avoir des écailles dimorphes, les unes portant, par exemple, des flagellum latéraux plus ou moins longs, tandis que d'autres en sont dépourvues.

Dans les *Marattia* et les *Angiopteris*, la tige dressée, très courte, épaisse, forme un corps tuberculeux en partie caché dans le sol, et dont la surface est tout entière recouverte par les feuilles. Dans les *Kaulfussia* et les *Danaea*, au contraire, c'est un rhizome horizontal, mais toujours souterrain. Les écailles, si fréquentes sur la tige des Fougères, où elles constituent dans le jeune âge un appareil de protection très efficace du bourgeon terminal, manquent absolument à la tige de ces plantes.

A l'exception de deux espèces épiphytes (*Ophioglossum palmatum* et *pendulum*), la tige des *Ophioglossées* est toujours souterraine. C'est une sorte de tubercule arrondi (*O. fibrosum*) ou un rhizome dressé (la plupart des *Euophioglossum*, *Botrychium*), ou encore un rhizome rampant (*Hel-*

(1) Gœbeler, *loc. cit.*, p. 456.

(2) W. Gardiner and Tokutaro Ito, *On the structure of mucilage-secreting cells of Blechnum occidentale and Osmunda regalis* (Ann. of Botany, 1887; on y trouve l'énumération des travaux antérieurs).

minthostachys). Chez ces plantes le sommet de la tige est si bien protégé par les feuilles emboîtées les unes dans les autres (*Botrychium*) ou par leurs gaines stipulaires confluentes, coiffant tout le sommet végétatif d'un épais bonnet de tissu parenchymateux (*Ophioglossum*), que le développement de poils protecteurs serait absolument superflu. Aussi ces plantes en sont-elles dépourvues. Par l'absence d'écailles ou de toute autre production analogue, la tige des Marattiacées et des Ophioglossées se distingue de celle des Fougères.

Au point de vue de la *structure interne*, nous devons distinguer dans la tige de ces plantes un ensemble de cordons libéroligneux enveloppés dans un tissu fondamental (écorce). Le trajet de ces cordons cribro-vasculaires a été très bien étudié par divers observateurs. Pour les Fougères, par M. Lachmann (1), pour les Marattiacées par M. Kühn (2), pour les Ophioglossées par M. Rostowzew (3). Dans ce Mémoire il ne sera pas question de leur arrangement dans le tissu fondamental de la tige, mais uniquement de leur structure histologique et de celle de l'écorce qui les renferme.

Il n'est pas nécessaire de rappeler ici les diverses interprétations de la structure de la tige des Cryptogames vasculaires, proposées par M. Van Tieghem. Le lecteur désireux de connaître le détail des faits sur lesquels repose la manière de voir de ce savant, pourra se reporter à la deuxième édition de son *Traité de Botanique* et aussi aux notes et Mémoires publiés depuis et indiqués ci-dessous (4).

(1) P. Lachmann, *Contribution à l'histoire de la racine des Fougères*, Lyon, 1889.

(2) Rich. Kühn, *Untersuchungen über die Anatomie der Marattiaceen*, Flora, 1889.

(3) Rostowzew, (l. c.) *Recherches sur l'Ophioglossum vulgatum*, 1891.

(4) Van Tieghem et Douliot, *Sur la polystélie* (*Ann. des sc. nat.*, 7^e série, t. III, 1886). — Leclerc du Sablon, *Recherches sur la formation de la tige*

Seulement, puisque dans ce Mémoire (qui est une thèse pour le doctorat) je dois surtout mettre en évidence les résultats de mes recherches personnelles, on me permettra de faire remarquer que l'astélie des Ophioglossées, telle que M. Van Tieghem l'avait conçue à l'origine (voir le *Mémoire sur la Polystélie*), restait bien théorique tant qu'on n'eut pas montré, comme je l'ai fait (1), que l'endoderme, non caractérisé dans les entre-nœuds supérieurs, pouvait être retrouvé à la base de la tige.

La disparition des cadres endodermiques de la tige, au-dessus d'un certain niveau, ayant déjà été signalée par M. L. du Sablon à propos de la tige de l'*Angiopteris* *f. c.* p. 13, ce fait devient très caractéristique de l'ensemble du groupe des Marattiacées et Ophioglossées.

ÉPIDERME. ÉCORCE.

L'écorce est limitée extérieurement par un épiderme très net dans les rhizomes superficiels où il est souvent épaissi sur ses faces externes, lignifié (*Polyp. dictyophyllum*, etc.), et recouvert d'un enduit cireux. Cet épiderme est souvent beaucoup moins différencié dans les rhizomes profonds. M. Trécul a montré (2) que les ailes ou bandelettes pâles qu'on observe si fréquemment sur les pétioles des Fougères, et qui portent de très nombreux stomates, peuvent se prolonger presque sur la tige, même quand elle est souterraine. (*Pteris aquilina*). L'épiderme de la tige des *Vittaria* contient des cellules scléreuses semblables à celles de la feuille. Les cellules corticales ont parfois leurs membranes très peu

des Fougères (*Ann. des sc. nat.*, 7^e série, t. XI). — Ph. Van Tieghem, *Remarques sur la structure de la tige des Ophioglossées* (*Journal de botanique*, 1890, p. 405). — Georges Poirault, *Sur l'Ophioglossum vulgatum* (*Journal de botanique*, 1892, p. 69). — Strasburger, *Bau u. Verrichtungen*, etc.

(1) Voir Van Tieghem, *Tige des Ophioglossées*, p. 409, et ma note précédemment citée.

(2) Trécul, *Comptes rendus*, t. LXXIII (*Ann. des sc. nat.*, 5^e série, t. XIV. — Voir aussi : Bower, *The comparative examination of the meristems of Ferns* (*Ann. of Botany*, 1889).

épaissies, incolores et cellulosiques (*Polyp. chrysolepis*, *tridactylus*, *glaucophyllum*, *Gymnogramme lanceolata*, etc.): ailleurs, et le plus souvent, les membranes sont colorées en jaune ou en brun. Dans beaucoup d'espèces épiphytes à rhizomes rampants superficiels, on trouve la partie externe de la tige occupée par un anneau de cellules plus ou moins épaissies, qui tantôt demeurent incolores et cellulosiques (*Drymoglossum piloselloides*, etc.), tantôt se colorent en brun, mais ne lignifient pas leurs membranes (*Acrostichum Funckii*, et beaucoup d'autres, *Meniscium* sp., etc.). Cependant les cas sont très fréquents où l'on voit cette zone corticale externe se colorer par les réactifs des membranes lignifiées. Mais si pour l'ordinaire (*Polyp. Hahnii*, *macrocarpum*, *crassinervatum*, etc.) c'est la lamelle moyenne qui prend une teinte rose avec l'acide chlorhydrique et la phloroglucine, on peut trouver la lignification localisée exclusivement à la lamelle interne. L'exemple le plus remarquable nous en est fourni par le *Polypodium normale* Moore. Quand on traite des coupes par le réactif susmentionné, on voit qu'il n'y a dans la cellule qu'une mince couche interne à prendre une teinte rose vif; tout le reste de la membrane reste incolore, et, par contre, se teint en bleu par l'iode et l'acide sulfurique, à l'exception bien entendu de la lamelle moyenne qui dans les deux cas reste incolore. Notons qu'en général, dans ces anneaux scléreux de l'écorce externe, la lignification atteint son maximum sur la face dorsale, c'est-à-dire celle qui est opposée au substratum. Souvent la face ventrale n'est pas lignifiée.

D'autre part, si dans un grand nombre de Fougères les cellules qui entourent les stèles ne se distinguent pas des autres cellules corticales (*Polypodium chrysolepis*, *zosteræforme*, etc.), cette structure n'est pas la plus répandue et dans la règle, autour des stèles, les cellules corticales s'épaississent plus ou moins fortement et prennent la teinte brune caractéristique du sclérenchyme des racines. Ces anneaux sclérenchymateux péristéliques présentent donc les

mêmes caractères que ceux entourant le cylindre central de la racine, et suivant le mode d'épaississement peuvent se rapporter à deux types.

Dans une cellule, tantôt l'épaississement est uniformément réparti sur tout le pourtour de la paroi, tantôt il présente un maximum sur la face interne. La puissance de ces anneaux est très variable; réduits dans beaucoup de cas à une seule assise (*Polypodium serpens* Forst., *lycopodioides* L., *salicifolium* Willd., *Mauritianum*, etc.); ils sont souvent bisériés (*Polyp. dictyophyllum* Mett.), ou même comprennent de trois à cinq couches de cellules (*Polyp. aurisetum* Raddi, *piloselloides* L.). D'ailleurs une gaine scléreuse peut très bien n'avoir pas partout la même épaisseur et comprendre, par exemple, deux assises sur la face interne (*Polyp. tenellum* Forst.), une seule assise sur les faces latérales et externes. De même, la coloration peut n'être pas répartie d'une façon uniforme et présenter un maximum qui se montre habituellement sur la face externe, la face interne pouvant être presque incolore (*Polyp. rostratum* Hk.).

M. Lachmann a cité, comme cas particulier, celui du *Davallia Mooreana* Masters, où ces gaines contiennent des cristaux plus ou moins gros d'oxalate de calcium (1); on verra plus loin (ch. III), à propos de la répartition de ce sel chez les Fougères, que différents *Polypodium* et plusieurs *Acrostichum* présentent les mêmes caractères.

Mais la production la plus remarquable de l'écorce de la tige, ce sont les amas plus ou moins gros de cellules scléreuses brunes inégalement épaissies sur leurs faces externes, et ne présentant aucune relation avec les stèles (2). Rarement localisés à la périphérie de la tige, en dehors des stèles (*Polyp. leucochila*), ces groupes de scléréides sont le plus souvent épars dans toute l'écorce (*Polyp. hemionitideum* Wall.). Dans le *Polypodium loriforme*, ces éléments sont disposés en deux massifs au voisinage du centre de la tige et, d'après

(1) Lachmann, *Bull. Soc. bot.*, Lyon, 1886.

(2) Walter, *loc. cit.* On y trouve l'indication des travaux antérieurs.

M. Walter, dans le *Polypodium pertusum*, ils se rassemblent en une colonne axile (1). Il ne s'agit pas là des cellules corticales se sclérifiant et brunissant après coup. Ce sont des cellules spéciales, qui se différencient de très bonne heure à une faible distance du point végétatif. La coloration brune consécutive de l'épaississement commence, dans la lamelle moyenne, au point de rencontre de plusieurs cellules et gagne de proche en proche toute la membrane (M. Walter). Ces cellules sont plus ou moins parenchymateuses, souvent très peu allongées, plus rarement de véritables fibres dans lesquelles l'épaississement s'est produit surtout à la face interne, la paroi externe demeurant relativement mince. Cette structure est très visible dans les cellules du bord des îlots scléreux, mais dans les cellules centrales l'épaississement est uniforme. Cependant, il est des cas où toutes les cellules sont également épaissies ; beaucoup plus rarement (*Polypodium longifrons* Wall., *triductylus* Wall., *Pleopeltis excavata* Moore), les cellules centrales ne s'épaississant pas, le groupe de scléréides prend une forme annulaire. Il est une curieuse variété de ces scléréides qu'on pourrait appeler scléréides épineuses pour les distinguer des autres, beaucoup moins fréquentes. Dans ces éléments la face interne de la membrane a subi, en un grand nombre de points, un épaississement local analogue à celui que M. Luerssen a fait connaître dans l'écorce et les écailles de l'*Adiantum cuneatum*, et que nous avons signalé dans l'écorce de diverses racines (*Aspl. lucidum*, beaucoup d'*Adiantum*) ; la surface paraît donc couverte d'épines aiguës, ou à contour irrégulier. M. Walter a rencontré ces cellules dans les *Polyp. musæfolium*, *neriifolium* et *longissimum* ; je les ai revues dans plusieurs *Drynaria*, le *Pleopeltis excavata* Moore, les *Polyp. phlebodes* et *membranaceum* Don (où elles sont cristalligènes).

(1) M. Van Tieghem, *Traité de botanique*, p. 1375, les indique dans les *Gleichenia*. Je ne les y ai jamais rencontrés.

Toutes les Marattiacées étudiées jusqu'ici (1) ont montré dans leur tige une écorce parenchymateuse sans trace de sclérenchyme, ce qui les sépare nettement de l'ensemble des Fougères. L'écorce de la tige des *Botrychium* et des Ophioglosses est également parenchymateuse.

Endoderme (2). — Dans toutes les racines, l'endoderme est caractérisé par ses cadres lignifiés et il en est de même de l'endoderme de la tige des Fougères ; à tous les niveaux dans la tige, dans la feuille et jusqu'à l'extrémité des nervures, la structure connue est visible. Dans les Marattiacées « l'endoderme perd, de très bonne heure, ses caractères distinctifs (M. du Sablon) (3) et, d'après mes recherches, les Ophioglossées ne se comportent pas autrement. Dans les *Botrychium*, l'endoderme externe est visible sur toute la longueur de la tige, l'endoderme interne à la base seulement (fig. 11). Les rares espèces d'Ophioglosses où j'ai pu trouver un endoderme à cadres lignifiés (*O. Bergianum*, Schlecht., *O. capense*, Schlecht., *O. ellipticum*, Hk. et Gr.) ne possédaient ce caractère qu'à la base même de leur tige et ne le perdaient pas brusquement ; mais au fur et à mesure qu'on s'éloignait de la base de la tige, en montant vers le sommet, on voyait peu à peu, cellule par cellule, les cadres disparaître, et, à partir d'un certain niveau, encore très rapproché de la base, il était impossible d'en trouver trace. Là encore, comme dans les *Bo-*

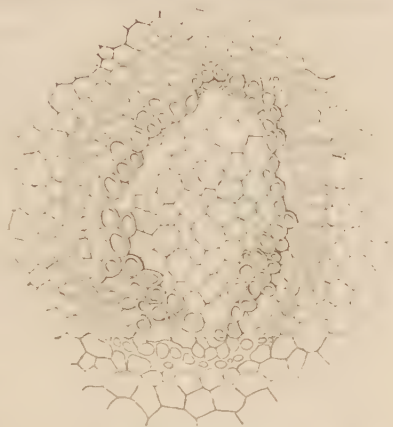


Fig. 11. — *Botrychium Lunaria*. — Tige. On voit l'endoderme externe et l'endoderme interne.

(1) Kühn, *loc. cit.*, et encore : *Ueber den anatomischen Bau von Danæa* (Flora, 1890, p. 148).

(2) G. Poirault, *Sur l'Ophioglossum vulgatum*, *loc. cit.*

(3) Leclerc du Sablon, *loc. cit.*

trychium, c'est la portion interne de l'endoderme qui disparaît la première (fig. 12). Telles sont les différences très notables qu'on observe entre les Fougères d'une part, les Marattiacées et les Ophioglossées d'autre part. Quand on passe des Fougères aux Ophioglosses, et aux Marattiacées, par le *Botrychium*, on voit graduellement l'endoderme perdre sa caractéristique, d'abord dans la partie centrale, puis dans les parties externes.

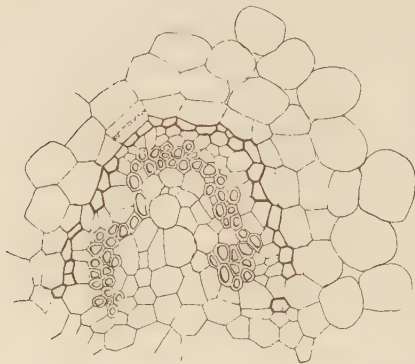


Fig. 12. — *Ophioglossum Bergianum*. — Portion de la base de la tige; on voit l'endoderme externe et l'endoderme interne.

Notons encore que cette tendance à la disparition des cadres de l'endoderme dans les parties centrales de la tige est déjà indiquée chez les *Pilularia*, où M. Russow (4) a vu les cadres de l'endoderme interne bien développés sur des exemplaires de cette plante, récoltés dans la nature, tandis que le caractère disparaissait complè-

tement sur des échantillons provenant du Jardin de Berlin. Dans le *Vittaria elongata*, j'ai vu de même l'endoderme très distinct à la face externe de la stèle, tout à fait indistinct à la face interne.

L'étude des particularités anatomiques des stèles sera présentée plus loin, dans le chapitre relatif à la feuille, car je n'y ai pas rencontré jusqu'à présent de disposition qui fût spéciale à la tige.

Tige des Gleichéniacées. — La tige des Gleichéniacées a été peu étudiée au point de vue anatomique. Je n'ai trouvé

(4) Russow, *Vergleichende Untersuchungen über Leitbündelkryptogamen* (Mém. de l'Acad. des sc. de Saint-Petersbourg, 1873).

dans la bibliographie qu'une observation de M. Russow (1), relative à la tige du *G. polypodioides*, qui constate qu'elle a la structure de celle du *Trichomanes radicans*. Grâce à l'obligeance de M. le professeur Bureau, j'ai pu examiner quelques échantillons de Gleichéniacées provenant de l'herbier du Muséum ; voici le résultat de mes observations.

1° *Gleichenia Borgei* Kze. — La tige rampante, grêle, colorée en brun, porte des racines éparses. Examinée au milieu d'un entre-nœud, elle présente la structure suivante : sous un épiderme bien distinct, une écorce brune sclérenchymateuse limitée intérieurement par un endoderme à parois minces. Le cylindre central assez petit débute par un péricycle formé de quelques rangées de cellules, en dedans duquel vient un anneau libérien continu, comprenant une zone externe de tubes criblés très étroits, et une zone interne de tubes à section beaucoup plus large entremêlés de cellules de parenchyme libérien. Ces tubes criblés sont formés d'articles assez longs, terminés par des cloisons très obliques : les faces longitudinales sont munies de pores non rassemblés en grandes plages, mais réunis en petits groupes ou même isolés. Comme à l'ordinaire, les pores sont beaucoup plus nombreux sur les faces terminales, et munis de cals bien développés (2). Ce liber contient des cellules sécrétrices. Toute la partie centrale de la tige est occupée par de larges vaisseaux scalariformes, isolés ou formant de petits îlots séparés les uns des autres par des cellules parenchymateuses. Vers la périphérie de cet ensemble, on distingue un certain nombre de groupes ligneux primaires, constitués par des vaisseaux très largement ponctués, beaucoup plus étroits que les autres (protoxylème). Souvent, à la place de ces groupes de protoxylème, on ne voit qu'une lacune, aux flancs de laquelle un ou deux vaisseaux restent attachés.

Quand on se rapproche du point de départ d'une feuille, on

(1) *Loc. cit.*, p. 96.

(2) Voir au chapitre III le paragraphe relatif à la structure des tubes criblés.

distingue, vers la partie supérieure du cylindre central de la tige horizontale, trois de ces groupes de protoxylème assez volumineux (fig. 13). C'est à leur voisinage que commencent les processus marquant le départ de la feuille; dans cette région, les vaisseaux disparaissent, et bientôt, autour d'un massif de cellules parenchymateuses, des tubes criblés se développent. Ce massif de cellules à parois minces (autour duquel on ne distingue à aucun moment d'assise à cadres lignifiés), ira toujours en grossissant, et sa ceinture de tubes



Fig. 13. — *Gleichenia Boryi*. — Détachement de la stèle pétiolaire (fig. schématiques). L'écorce est figurée par la partie externe finement ponctuée; l'endoderme par des points beaucoup plus gros; le péricycle est en blanc; en dedans vient l'anneau libérien; les taches noires irrégulières de la partie centrale indiquent les groupes d'éléments lignifiés séparés par du parenchyme.

criblés suivra son accroissement. Par les progrès de ce développement, l'arc externe de bois, de liber et de péricycle fera saillie vers l'extérieur. Puis, la dilatation continuant, l'arc ligneux se sépare le premier et, par-dessous ses deux extrémités, le liber intérieur vient se réunir au liber extérieur. Alors, l'écorce refoulant devant elle l'endoderme et le péricycle vient étrangler la stèle pétiolaire et achever sa séparation de la tige (1).

2° *Gleichenia hecistophylla* Hook. — C'est la même struc-

(1) La partie inférieure de cet anneau libérien qui se développe autour du massif de cellules parenchymateuses paraît bien contribuer à venir fermer la brèche ouverte dans le liber de la tige par le départ de la stèle pétiolaire. — D'autre part, au fur et à mesure qu'on s'élève dans le pétiole, on voit se développer à la partie interne du bois, accolés au protoxylème, des groupes de cellules réticulées et ponctuées à parois très épaisses.

ture; je note seulement que si, dans la grande majorité des cas, il y a toujours des vaisseaux scalariformes entre le liber et les éléments de protoxylème ou la lacune qui se forme au milieu d'eux, ces éléments peuvent arriver à toucher l'anneau libérien. Signalons encore la présence entre les vaisseaux médullaires scalariformes de quelques rares cellules scléreuses.

Quand on se rapproche d'un nœud, on voit la tige se dilater, et, peu à peu, un étranglement se dessiner à sa partie



Fig. 14. — *Gleichenia hecistophylla*. — Détachement de la stèle pétiole (figures schématiques). La ligne ponctuée extérieure représente l'endoderme; le péricycle est en blanc; l'anneau libérien en fin pointillé; les taches noires irrégulières de la partie centrale indiquent les groupes de vaisseaux séparés par du parenchyme. Au stade d le gros pointillé du péricycle pétiole indique les éléments lignifiés (voir fig. 24).

dorsale (fig. 14, a). Puis, un amas de cellules sclérenchymateuses apparaît un peu au-dessus du plan horizontal passant par l'étranglement, dans la concavité d'un arc marqué comme précédemment dans le *G. Borgi* par trois groupes de protoxylème. Ce massif scléreux, qui va toujours grandissant au fur et à mesure qu'on se rapproche du point de départ apparent de la feuille, s'insinue entre les vaisseaux, dans la direction du groupe de protoxylème médian (qui marquera plus tard le plan de symétrie du pétiole). Les choses se passent comme si le massif scléreux détachait la partie étranglée du cylindre central en le faisant basculer (b). Dans la fente ainsi ouverte, entre les vaisseaux destinés à la feuille et ceux

qui resteront dans la tige, le liber s'insinue de part et d'autre du massif scléreux, revêtant l'intérieur de l'arc vasculaire, où ses éléments les plus internes subissent très rapidement la lignification (1), tandis que ceux situés près de l'ouverture de l'arc conservent leur caractère. Le mouvement de bascule, qui amène peu à peu l'arc vasculaire à 90° de sa position primitive, continue, et en même temps le massif scléreux gagne à travers le péricycle pétioleaire, et arrive jusqu'à l'endoderme; puis (*c*, *d*), l'écorce repoussant devant elle l'endoderme, le péricycle, et le liber dans la charnière sur laquelle l'arc vasculaire a tourné, une partie (*z*) du feuillet libérien, ainsi invaginé, vient couper cet arc de vaisseaux et rejoindre le liber intérieur (*i*), en même temps que l'autre feuillet (*β*) vient réparer la brèche faite dans l'anneau libérien de la tige par le détachement de cet ensemble, qui sera la stèle foliaire; après quoi, péricycle et endoderme se rejoignant respectivement et l'écorce passant entre la stèle du pétiole et celle de la tige, la séparation s'achève. La tige suit un trajet horizontal, et quant à la stèle foliaire, après avoir cheminé très peu obliquement dans l'écorce sur une longueur de quelques millimètres, elle se redresse brusquement et prend une direction verticale.

3° *Mertensia*. — La structure d'un entre-nœud de la tige des *Gleichenia* de cette section est essentiellement celle que nous venons de voir dans les *Gl. Boryi* et *Gl. hecistophylla* Hook. La structure des nœuds est sensiblement différente. Si l'on examine une série de coupes transversales d'un entre-nœud de tige de *Mertensia*, pratiquées à une petite distance au-dessous du point de départ d'une feuille, on voit peu à peu les vaisseaux s'écarter en dedans d'un groupe de protoxylème périphérique, et une très petite plage de cellules parenchymateuses se constituer. Bientôt, au centre de celle-ci, on distingue une cellule scléreuse brune, semblable aux cellules corticales. Avec un peu d'attention, on voit qu'elle est

(1) Voir au chapitre III le paragraphe relatif aux tubes criblés.

entourée d'une assise de cellules à cadres lignifiés, présentant les caractères de l'endoderme des racines (fig. 15, *a*). Une coupe un peu plus rapprochée de la feuille montre que cette cellule unique a fait place à un îlot de cellules sclérenchyma-

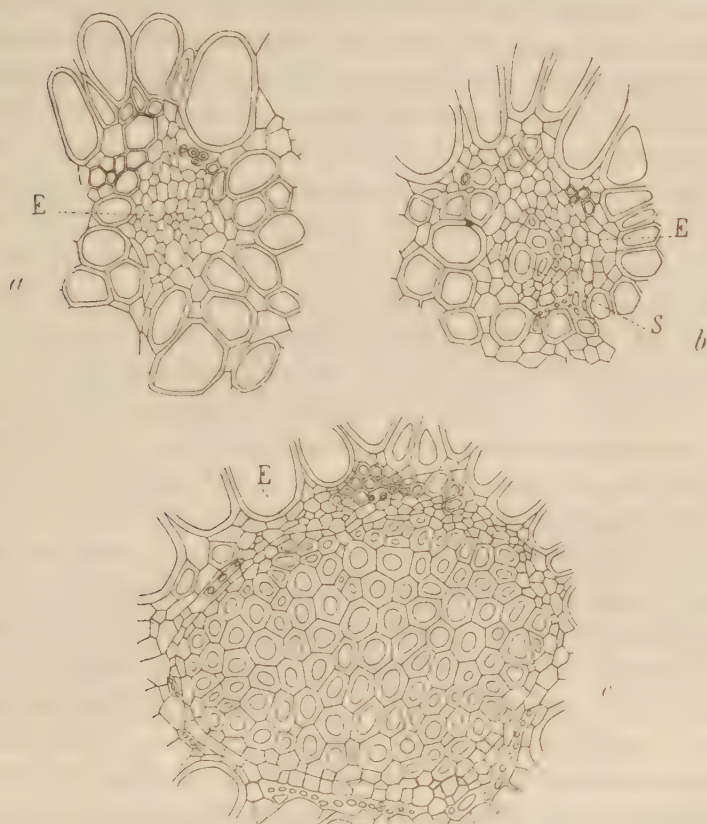


Fig. 15. — *Gleichenia* (*Mertensia*) *furcata*. — Détachement de la stèle pétioleaire; formation du massif scléreux entouré de son endoderme E en dehors duquel on voit le liber (gross. 200).

teuses, semblables à la première, et entourées comme elle d'un endoderme (fig. 15, *b*, *c*); en même temps, à deux ou trois assises autour de cet îlot, et principalement sur le bord tourné vers l'axe de la tige, des tubes criblés apparaissent. Les progrès du développement de cet anneau libérien suivent exactement ceux de l'îlot scléreux, qui va grandissant au fur et à

mesure qu'on se rapproche du point de départ apparent de la feuille, et, dans les grandes espèces (*G. pubescens*, etc.), peut atteindre une taille considérable. Dans tous les cas, on peut s'assurer qu'il n'y a pas de tubes criblés sur sa partie externe, ou plutôt que les tubes criblés n'y forment pas une couche continue. C'est alors que l'écorce, refoulant devant elle l'endoderme et le péricycle, vient séparer du cylindre central de la tige le système conducteur de la feuille, où le bois à pris peu à peu la forme d'un C, dont l'ouverture regarde l'axe de la tige. En même temps, l'ilot scléreux s'allongeant dans le plan de symétrie du C, vient à la rencontre de l'écorce, et, rompant l'anneau libérien qui l'emprisonne, passe par l'ouverture du C pour s'unir avec elle; en même temps que l'endoderme qui l'entourait vient s'unir à l'endoderme de la tige refoulé par les progrès de l'écorce. Ainsi se trouve constituée la stèle pétioleaire. De très bonne heure, dans le *G. (Mertensia) pubescens*, on voit cette stèle s'amincir aux points où les boucles du C se replient vers l'intérieur; dans le *G. (Mertensia) flagellaris*, on peut voir qu'en ces points la partie amincie s'est rompue et que l'endoderme interne s'est réuni à l'endoderme externe, en même temps que le liber interne s'est soudé au liber externe. Les deux boucles du C sont donc séparées du corps par de l'écorce; ces boucles ainsi isolées sont complètement entourées par les éléments libériens; le corps du C n'en porte que sur sa face externe, et un peu en dedans, vers ses extrémités. — Le schéma (fig. 16) résume la série des coupes transversales dans la région nodale d'une tige de *Mertensia*. Au stade D, le massif scléreux entouré de son endoderme est venu s'unir à l'écorce, qui a séparé les deux stèles.

M. Russow a, nous l'avons dit, comparé la tige des *Gleichenia* à celle du *Trichomanes radicans*. Or celle-ci a très sensiblement la même structure que celle du *Trichomanes alatum* dont M. Leclerc du Sablon a étudié le développement (1).

(1) Leclerc du Sablon, *l. c.*, p. 44. « Dans la jeune tige, le bois forme au centre du cylindre central un massif arrondi entouré complètement par le

Celle-ci est monostélisque, celle-là l'est également. Mais, ce qui me paraît le plus intéressant dans ce que nous venons de dire des *Gleichenia*, c'est cette conclusion qui, à mon avis, découle des faits exposés, que dans ces plantes la manière dont le système conducteur d'une feuille se détache du cylindre central offre les plus grandes analogies avec le mode de départ du même système dans la jeune tige des *Trichomanes*. Faisons la comparaison :

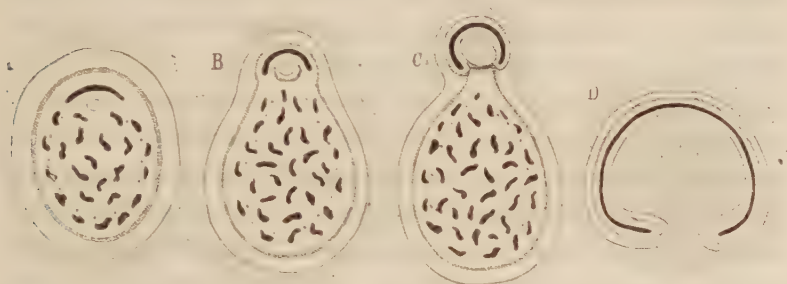


Fig. 16. — Détachement de la stèle pétiole des *Mertensia* (figures schématiques). — L'écorce est figurée par la partie externe finement ponctuée; l'endoderme par des points beaucoup plus gros; le péricycle est en blanc; un pointillé très serré représente l'anneau libérien; les taches noires irrégulières de la partie centrale indiquent les groupes de vaisseaux séparés par du parenchyme; les gros points indiquent le protoxylème. — A, Apparition du massif scléreux entouré d'un endoderme représenté par une ligne ponctuée; B, le liber n'ayant à l'origine aucune connexion avec le liber extérieur tend à entourer le massif scléreux; C, un stade plus avancé; l'écorce s'insinue entre la stèle pétiole et la stèle caulinaire et amène la séparation; D, stèle pétiole séparée; le massif scléreux intérieur est venu s'unir à l'écorce.

1° Dans la jeune tige des *Trichomanes*, il se fait une moelle; — dans les *Gleichenia*, au-dessous du nœud, les vaisseaux s'écartent et c'est encore une espèce de moelle excentrique qui se constitue.

Dans les *Gl. hecistophylla*, *polypodioides*, etc., les cellules qui s'individualisent entre les groupes de protoxylème dont il a été question plus haut se lignifient, présentent des carac-

liber. Ce cylindre central ne se divise pas; dans les parties plus larges, les vaisseaux augmentent encore en nombre, puis s'écartent un peu les uns des autres de façon à ce que l'ensemble du bois soit formé de vaisseaux mêlés à des cellules de parenchyme non lignifié. »

tères particuliers. Ce sont là des formations surajoutées qui, peuvent masquer les analogies et qui sont, disons-le tout de suite, en relation avec le développement de *vaisseaux* spéciaux dans le péricycle. Ce massif de cellules lignifiées sert précisément à mettre en relation ces vaisseaux péricycliques avec les vaisseaux normaux ; et la preuve que, pour la comparaison, on peut les laisser de côté, c'est que dans le *G. Boryi* ils manquent absolument, parce que les vaisseaux péricycliques manquent eux-mêmes. Dans cette plante, la petite moelle excentrique qui se constitue présente les mêmes caractères que celle des *Trichomanes*.

2° Dans la jeune tige des *Trichomanes*, il se fait autour de cette moelle un anneau de tubes criblés ; cet anneau se forme de même dans la tige des *Gleichenia* (*G. Boryi*, *G. polypodioides*, etc.) ; seulement il n'est pas fermé dans la partie tournée vers la périphérie de la tige et encore faudrait-il revoir les choses de plus près, sur des matériaux d'étude supérieurs comme conservation à ceux que j'ai étudiés. Dans plusieurs de ces *Eugleichenia*, les tubes criblés de cet anneau se lignifient en grande partie dans la partie externe ; mais, c'est là encore un phénomène secondaire qui tient probablement à la même cause que précédemment, le développement de ces vaisseaux péricycliques. Les tubes criblés sont bien caractérisés dans la partie de l'anneau libérien tourné vers l'axe de la tige.

3° Dans les *Trichomanes*, la stèle se coupe ; l'endoderme se replie à l'intérieur de la gouttière où ses deux bords se rejoignent. Dans les *Eugleichenia*, il en est de même ; à cette différence près, que c'est à peine si l'endoderme s'infléchit vers la concavité de cette gouttière, remplie, dans beaucoup d'espèces, de ce paquet d'éléments ligneux (1).

(1) J'ai signalé précédemment (*G. hecistophylla*) les torsions qui se produisent lors du détachement de ce système conducteur du pétiole. Je ne crois pas qu'elles soient constantes ; en tous cas, elles ne sont pas toujours également sensibles. Peut-être ces différences témoignent-elles de ce fait que, contrairement à ce qui se passe dans les rhizomes dorsio-ventraux des Polypodiacées, les feuilles ne sont pas insérées en deux séries latérales,

Mertensia. — La comparaison avec les *Mertensia* n'offre pas plus de difficulté. Au premier abord, la présence de l'endoderme autour du massif scléreux semble un peu singulière: mais c'est en somme un procédé comme un autre d'arriver à la séparation de la stèle. Ce n'est pas le plus habituel, qui est celui décrit par M. du Sablon, mais le résultat est le même, que l'endoderme s'invagine à l'intérieur pour venir avec le péricycle s'appliquer sur un anneau libérien, ou bien qu'un endoderme préformé à l'intérieur de cet anneau vienne, comme nous l'avons expliqué, après rupture de l'anneau et de son entourage, se souder avec un autre endoderme. Ce qu'il importe de remarquer, c'est la formation de l'anneau libérien interne précédant la division, et c'est sur ce point que toute la comparaison repose.

La stèle pétiolaire n'est pas tout à fait complète, puisque les tubes criblés ne sont pas exactement continus sur son flanc intérieur, mais on trouverait dans la tige même d'autres exemples de réduction analogues. Dans les stèles de divers *Antrophyum* et *Vittaria*, le liber manque dans tout le fond de la gouttière stélisque, où, bien souvent, l'endoderme a également perdu ses caractères distinctifs.

Le *Stromatopteris*, qui ressemble par la structure de sa tige aux *Gleichenia*, ne présente rien de comparable au point de vue de la structure du nœud.

Le très petit fragment de tige de *Platyzoma microphyllum* dont j'ai pu disposer m'a montré des différences notables avec les genres précédents, encore que la structure de cette plante puisse peut-être se ramener à celle d'un *Eugleichenia*.

L'écorce, dans laquelle on peut distinguer deux zones, une externe formée de cellules à parois très épaisses et brunes, une interne, amylacée, est limitée extérieurement par un épiderme, intérieurement par un endoderme très caracté-

mais tout autour de la tige, comme le pensait M. Gœbel, et qu'en conséquence elles doivent se tordre très inégalement pour arriver à occuper leurs positions latérales.

risé par les cadres lignifiés. Le cylindre central comprend un péricycle formé de deux à trois assises de larges cellules, puis un anneau libérien continu où les tubes criblés sont assez étroits.

En dedans, vient une zone annulaire de vaisseaux entremêlés de cellules de parenchyme non lignifié, dont l'aspect rappelle absolument la partie externe d'un cylindre central de tige de *Gleichenia*, à cette différence près, que dans ces dernières plantes, les entre-nœuds sont très longs. Dans les *Gleichenia* comme nous l'avons vu, il faut pratiquer des coupes très près d'un nœud pour trouver une trace foliaire, tandis que, dans cette plante les feuilles étant très rapprochées, la même coupe montre dans l'écorce plusieurs traces foliaires à différentes distances de la périphérie du cylindre central où elles ont pris naissance. Mais, ce qu'il y a de plus remarquable dans le *Platyzoma*, c'est que, en dedans de cette zone annulaire de vaisseaux dont il vient d'être question, et séparée d'elle par une assise à cadres lignifiés, on trouve un énorme massif de cellules scléreuses brunes qui présentent les mêmes caractères que celles tant de fois signalées chez les Fougères. Entre l'anneau ligneux et cette assise à cadres interne qui ne vient jamais se mettre en relation avec le véritable endoderme, il n'y a pas de tubes criblés. Pour expliquer cette structure, il faut, je crois, se reporter à la tige des *Eugleichenia*, car vouloir rapprocher cette structure de celle des *Mertensia* en considérant le séquestre scléreux comme l'homologue d'un ensemble d'ilôts dont chacun se serait formé au point de départ d'une feuille et qui, les feuilles se rapprochant beaucoup, auraient conflué et seraient restés dans la tige sans qu'il se développât de liber autour d'eux, serait se fier à des ressemblances trompeuses. D'ailleurs, au point de vue des caractères morphologiques extérieurs, le *Platyzoma* se rattache aux *Eugleichenia*; et si l'on veut invoquer les conrescences résultant du rapprochement des feuilles, il serait vraiment extraordinaire qu'une tige de *Mertensia*, très différent d'un *Eugleichenia* où les entre-nœuds sont très longs, donnât, par

une simple coalescence de la base de ses feuilles, une tige de *Platyzoma*, lequel est très voisin d'un *Eugleichenia*.

Mais si on étudie la base des pétioles des *Eugleichenia* un peu au-dessus du point où ils se détachent de la tige et même quand les stèles sont encore contenues dans l'écorce caulinaire, on aperçoit une production très singulière et qui peut servir, me semble-t-il, à comprendre la structure de la tige du *Platyzoma*.

Si nous examinons la stèle du *Gleichenia hecistophylla* au moment où, après s'être détachée et avoir cheminé quelque temps dans l'écorce, elle se redresse brusquement, nous voyons s'individualiser au centre du massif lignifié une ou deux cellules tranchant

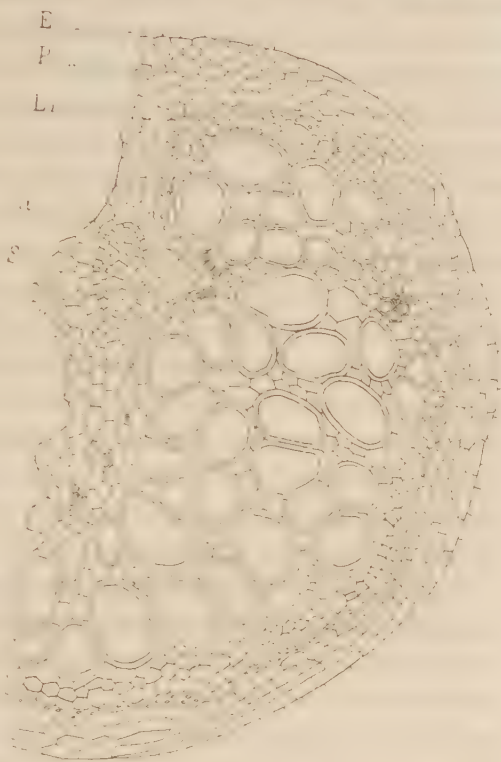


Fig. 17. — *Gleichenia speluncæ*. — Moitié du pétiole. E, endoderme ; P, péricycle ; L, liber ; S, massif scléreux entouré d'une assise à cadres *a* (endoderme des auteurs) (gross. 140).

par leur teinte brune sur le fond jaunâtre de celui-ci (fig. 17). Autour d'elles on distingue une assise à cadres lignifiés (1), semblable à celle qui caractérise l'endoderme. Ce groupe de cellules brunes va en augmentant d'importance jusqu'à une certaine hauteur (1 à 2 centimètres) dans le pé-

(1) *Schutzscheide* des auteurs allemands.

tiole, sans toutefois devenir jamais bien considérable; puis, à partir de ce niveau, il se réduit, jusqu'à n'être plus formé que d'une seule cellule, toujours entourée de cette assise à cadres caractéristiques, qui apparaît et disparaît avec lui. Dans le *Gleichenia speluncæ*, les choses se passent à peu près de la même manière; mais, dans cette plante, ce séquestre de cellules brunes monte beaucoup plus haut dans le pétiole, où l'on peut le retrouver à une distance assez faible au-dessous de la première ramification (fig. 17). Par contre, la même production est très réduite dans le pétiole du *Gleichenia polypodioides*, ou, pour mieux dire, elle ne s'y montre pas. Chez cette plante, l'apparition des cellules brunes et de leur assise à cadres suit presque immédiatement la formation, en face des groupes de protoxylème dont il a été question plus haut, du massif lignifié qui marque le début du détachement de la stèle pétioleaire. Le nombre de ces cellules brunes ainsi séquestrées ne dépasse pas trois à quatre. On ne les trouve que sur un trajet extrêmement court, et, le système conducteur de la feuille ne s'est pas encore complètement séparé de la tige qu'elles ont déjà disparu.

Si maintenant, ayant ces faits présents à l'esprit, on imagine que, la longueur des entre-nœuds diminuant, les feuilles d'un *Eugleichenia* se rapprochent, la base de chacune d'elles étant le siège de la formation d'un séquestre, on peut concevoir la coalescence de ces productions très rapprochées en un séquestre général qui restera dans la tige comme celui du *G. polypodioides*, et la structure qui en résultera sera bien voisine de celle de la tige du *Platyzoma*.

CHAPITRE III

LA FEUILLE.

Les feuilles simples, entières, qui ne sont pas très fréquentes dans les Polypodiacées, manquent totalement aux

Cyathéacées et aux Gleichéniacées. Quant aux feuilles composées à divers degrés, elles sont si nombreuses et si variées qu'il ne nous est pas possible d'en indiquer ici les différentes formes.

Tout en étant moins marquée que chez les Phanérogames, la métamorphose des feuilles mérite d'être signalée. Conformément à une loi d'évolution très générale, les premières feuilles que porte la plantule de germination sont, pour l'ordinaire, les plus simples, et celles qui viennent par la suite sont de plus en plus compliquées. Puis, à partir d'un certain stade, il semble que les choses suivent une marche inverse; par des progrès insensibles, ou même brusquement, c'est une feuille plus simple qui apparaît, et celle-là porte les sporanges (*Rhipidopteris peltata* et *palmata*, *Heteroneuron argutum* F.). Cependant, le plus souvent, la feuille fertile rappelle par sa forme générale, et même par sa nervation, les feuilles végétatives: mais elle s'en distingue soit par une réduction plus ou moins grande de son parenchyme, soit par sa texture plus coriace. Dans certains *Polypodium*, la feuille sporifère ne diffère des feuilles stériles que par la plus grande richesse de son contenu chlorophyllien (1).

Mais on peut observer, entre les feuilles végétatives elles-mêmes, des différences non moins grandes que celles qui séparent les feuilles stériles des feuilles reproductrices. Ainsi, chez différents *Drynaria* vivant en épiphytes dans les forêts tropicales, certaines feuilles se détournent de leur fonction assimilatrice ordinaire pour remplir un rôle particulièrement utile. Une plante terrestre n'a, en général, aucun effort à faire pour aller chercher sa nourriture dans le sol; une plante épiphyte, au contraire, ne doit pas seulement protéger son substratum contre la dessiccation; il lui faut encore, dans certains cas, recueillir soigneusement les débris végétaux qui se transformeront en humus où elle puisera l'aliment de son existence. Dans l'*Asplenium Nidus* et autres espèces de même groupe, les grandes feuilles nidulantes

(1) Gœbel, Ann. du Jardin Bot. de Buitenzorg, t. VII.

constituent au sommet de la tige, c'est-à-dire dans la région de sortie des racines, une coupe largement ouverte pour recevoir les détritns. Dans les *Drynaria* étudiés par M. Gæbel (1), il n'en est pas de même; la tige rampante, couverte d'un épais feutrage d'écailles roussâtres qui lui donnent l'aspect bizarre d'un animal, porte en deux rangées dorsales de grandes feuilles profondément pennifides. Mais certaines d'entre elles (*Nischenblätter*), au lieu de s'allonger, restent courtes, sessiles, cochléiformes, et, tournant leur concavité vers l'arbre où s'attache la tige, elles représentent des sortes de consoles creuses où s'accumulent les détritns. La texture de ces feuilles est absolument différente de celle des feuilles assimilatrices; elles sont coriaces, pauvres en chlorophylle et ne vivent que peu de temps; mais, même mortes et réduites à leur réseau de nervures beaucoup plus épaisses que celles des feuilles stériles ou des feuilles fertiles (qui dans ces plantes sont semblables), elles peuvent encore remplir la fonction que nous venons de dire. Ailleurs, dans les *Platyce-rium*, le dimorphisme foliaire correspond à un but tout différent; les larges feuilles en écusson (*Mantelblätter*) (2) qui couvrent la base de la tige ne jouent qu'un rôle secondaire et passager dans l'assimilation, mais protègent très efficacement les racines contre la sécheresse. Dans certains *Polypodium* (*P. linguæforme*, *P. musæfolium*), ce rôle protecteur est rempli par la base même du pétiole, qui s'étale en forme de disque au-dessus des jeunes racines (3).

Ces différences que nous venons de noter entre les feuilles végétatives ont une raison d'être évidentes, la transformation y répond à un but spécial; mais il n'en est pas de même de certaines modifications principalement visibles dans les *Acrostichum* de la section *Lomariopsis* (*L. ludens*, *variabilis*, *spinescens*), où l'on observe çà et là sur une tige des feuilles

(1) K. Gæbel, *Ueber epiphytische Farne u. Muscineen* (Ann. du Jardin Botan. de Buitenzorg, t. VII, 1888).

(2) Gæbel, *Loc. cit.*, p. 12.

(3) Beccari, *Malesia*, vol. II, fasc. 4.

tellement différentes des feuilles végétatives ordinaires et des feuilles reproductrices, que les voyant détachées les unes et les autres on ne pourrait soupçonner leur communauté d'origine. Peut-être sont-ce les feuilles caractéristiques de la plante très-jeunes qui reparaissent accidentellement plus tard?

Si la tige se ramifie peu, surtout dans les espèces à souches dressées, en revanche la feuille des Fougères (principalement dans les genres *Asplenium* et *Aspidium*, produit souvent des bourgeons. Ceux-ci se montrent tantôt à l'extrémité du pétiole (*Eadyenia prolifera*, *Asplenium prolongatum*, *Scolopendrium rhizophyllum*, *Acrostichum* (*Heteroneuron*) *flagelliferum*, etc.) ; tantôt en un point quelconque du limbe (*Eratopteris thalictroides*, mais toujours au-dessus d'une nervure. En général, quand, dans une feuille, plusieurs pinnules sont gemmipares, les bourgeons occupent d'une pinnule à une autre des places correspondantes. Lorsque le bourgeon pétiole est terminal, on voit souvent, si la feuille est pennée ou décomposée pennée, les pinnules se réduire et s'espacer beaucoup, ou bien si la feuille est entière, le parenchyme disparaître presque complètement (*Acrostichum flagelliferum*, etc.) et, dans tous les cas, ce pétiole se terminer par un long flagellum qui s'incline vers le sol pour y déposer un bourgeon. Quand le dimorphisme n'est pas très accentué entre les feuilles stériles et les feuilles fertiles, on peut trouver des sores sur la feuille gemmipare (*Asplenium bulbiferum*). Mais dans les cas d'hétérophylie marquée, il ne m'a pas semblé qu'une feuille fertile fût en même temps le siège de bourgeonnement. D'autre part, dans les *Acrostichum* *Euacrostichum* où chaque feuille fertile porte des spores par millions, je ne crois pas qu'on ait signalé d'espèces prolifères. Les rares *Acrostichum* *Heteroneuron* gemmipares (*A. proliferum*) portent exclusivement des bourgeons sur leurs feuilles stériles.

Dans quelques cas (*Osmunda*, *Todea barbara* (1), *Struthio-*

(1) Bower, *On the comparative Morphology of the leaf in the Vascular Cryptogams and Gymnosperms* (Phil. Trans., 1884). — Bower, *The comparative examination of the meristems of Ferns, as a Phylogenetic Study* (Ann. of Botany, vol. III, 1889). — Rostowzew, *loc. cit.*

pteris germanica), certaines feuilles sont arrêtées dans leur développement avant d'avoir produit leurs ramifications latérales et sont ainsi réduites à des sortes d'écailles assez semblables à celles des Cycadacées (*pérules, scale leaf*). Dans le *Polypodium vulgare*, on observe des avortements analogues.

Beaucoup de Polypodiacées nous montrent des pétioles articulés sur la tige, mais si cette articulation est le plus souvent basale, ailleurs elle est reportée à une certaine distance de la base d'insertion du rachis (*Oleandra nodosa* Presl, etc.), et, dans des cas exceptionnels (*Polypodium Kramerii* Savatier et Franchet), elle remonte à la partie supérieure du pétiole très près de la première ramification.

Il est un fait qui, au point de vue de la morphologie de la feuille, demanderait de longs développements et que nous devons nous contenter d'indiquer ici sommairement : la feuille des Fougères est, dans un nombre considérable de cas, une feuille décurrente : la membrane aliforme qui lui donne ce caractère peut se montrer sur presque toute l'étendue du rachis ou bien seulement à la base où elle forme des sortes de stipules (*Osmunda, Todea*), qui, confluentes en tout ou en partie (Marattiacées, Ophioglosses), arrivent à coiffer le sommet de la tige d'une masse compacte de tissu emprisonnant les autres feuilles.

Le plus souvent les ailes des pétioles sont formées de plusieurs assises ; mais, dans l'*Adiantum Mettenii*, elles n'ont qu'un seul plan de cellules, comme la feuille de certaines Hyménophyllacées. D'autre part, dans un très grand nombre de *Polypodium, Acrostichum*, dans beaucoup de Cyathéacées, chaque aile est remplacée par une bandelette banchâtre ou verdâtre, continue ou discontinue, et sur laquelle s'ouvrent des stomates (1).

(1) Trécul (Ann. d. sc. nat., Bot., 5^e série, t. XIV). — Potonié, *Beziehungen zwischen dem Spaltöffnungensystem u. der Stereom bei den Blattstielen der Filicineen* (Jahrb. d. Kgl. Bot. Gart. z. Berlin, 1881, t. I). — Thomæ, *Blattstiele d. Farne*, loc. cit. — Bower, *Comparative examination*, etc., p. 340.

Par sa croissance terminale continue, la feuille des Fougères se distingue profondément de celle des Phanérogames.

Les Fougères sont répandues sur tout le globe (1), de la Terre-de-Feu (2) au Groenland (3) et elles ne manquent absolument qu'aux régions désertiques où les pluies sont exceptionnelles. Mais c'est surtout dans les régions chaudes et humides qu'elles se montrent de préférence. Même, c'est là la station presque exclusive des Hyménophyllacées, qui exigent pour se développer des conditions d'humidité extrême et de lumière très faible qui ne sont guère réalisées que dans les profondeurs des forêts tropicales (4). D'une manière générale, les Fougères sont particulièrement abondantes dans les îles des zones tempérées et chaudes.

S'il est des Fougères auxquelles la sécheresse est fatale, il en est d'autres, et beaucoup, semble-t-il, qui présentent à cet égard une endurance extraordinaire. Un grand nombre d'espèces peuvent rester pendant plusieurs mois absolument desséchées et se remettre à végéter au retour de conditions favorables. C'est là un fait très important et qui jette un jour tout nouveau sur la biologie de ces plantes, en nous montrant comment des végétaux que leur nature morphologique semble devoir limiter aux contrées humides, peuvent se maintenir dans des régions à longues périodes de sécheresse. Les observations de M. Borzi (5) et les recherches méthodiques de M. Bu-

(1) Baker, *On the geographical distribution of Ferns in Linnæan transaction*, t. XXVI, 267.

(2) Mission scientifique du Cap Horn, t. V.

(3) Warming, *Ueber Groenlands Vegetation* (Engler's Bot. Jahrb., t. X). — Dans les bois on trouve *Aspidium lonchitis*, *Polyp. dryopteris*, *P. phegopteris*, *Lastræa spinulosa*, *Cystopteris alpina*. — Dans les landes croissent : *Lastræa fragrans*, *Woodsia ilvensis*, *W. hyperborea*, *W. glabella*.

(4) Le lecteur trouvera relativement à la biologie de ces plantes, de très intéressants développements dans le Mémoire de M. Giesenhagen (*Die Hymenophyllaceen*).

(5) Borzi, *Xerotropismo nelle Felci* (Nuovo Giornale Botanico Italiano, t. XX, 1888).

reau (1) et de M. Wittrock (2) sont très instructives à cet égard.

Ces auteurs ont montré que la sécheresse arrête complètement la végétation de beaucoup de nos Fougères européennes, sans toutefois les faire périr; la plante se recroqueville de différentes façons suivant les espèces. Ainsi dans le *Ceterach*, le rachis se rabat vers l'axe de la tige, les pinnales se relèvent et s'appliquent les unes contre les autres par leurs faces supérieures; dans l'*Asplenium Trichomanes*, c'est le contraire qui se produit et les pinnales rabattues se regardent par leur face inférieure. La plante demeure en cet état pendant toute la période de sécheresse, pour reprendre sa forme primitive quand la pluie viendra la mouiller. Toutes les espèces ne sont pas également résistantes; ainsi M. Wittrock a pu faire végéter, après plus de cinq mois de séjour en herbier, le *Scolopendrium nigripes* Hk., l'*Asplenium furcatum*, le *Polypodium plumula* H.B.K., le *Polypodium lanceolatum*, le *Cheilanthes lendigera* Sw. La même expérience a réussi avec les échantillons d'*Asplenium Pringlei* récoltés depuis plus de deux ans. Dans le *Cheilanthes lendigera*, les feuilles préexistantes se sont flétries et la plante en a produit de nouvelles. Mais, dans les trois premières espèces mentionnées et dans la dernière, ce sont les mêmes feuilles qui, après cette longue dessiccation, se sont remises à végéter. Certaines espèces, *P. vulgare*, *Asplenium germanicum* Weiss, *A. septentrionale* ont pu être desséchées par un long séjour sous une cloche en présence de l'acide sulfurique, sans perdre leur vitalité.

D'autre part, les observations de M. Treub (3) montrent que les Fougères peuvent s'établir dans des régions d'une aridité extrême. — L'éruption du volcan de Krakatoa (1883)

(1) Edouard Bureau, *Sur une nouvelle plante réviscente* (Comptes rendus, 17 février 1890).

(2) Wittrock, *De Filicibus observationes biologice* (Acta Horti Bergiani, t. I) — en suédois. Résumé allemand dans le Bot. Centralblatt, t. XLIX, p. 132.

(3) Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg, t. VII.

couvrit l'île d'une couche de cendres et de ponces brûlantes de 1 à 60 mètres d'épaisseur, anéantissant tout germe de végétation. Lorsqu'en juin 1886, M. Treub visita le théâtre de la catastrophe, il constata qu'une flore nouvelle avait pris possession du sol et que cette flore était en majeure partie composée de Fougères (1), dont les spores amenées par le vent avaient germé dans les anfractuosités des pierres ponces, toutes remplies de Cyanophycées. C'est très vraisemblablement grâce à la présence de ces Algues dont les gaines gélatineuses absorbent l'humidité de l'air, que les spores de ces plantes ont pu trouver sur ce sol aride des conditions favorables à leur germination. Une fois les prothalles formés (et l'étude de ces prothalles n'a révélé aucune disposition protectrice particulière, les plantes se sont développées dans des circonstances mal connues, mais qui témoignent dans leur ensemble d'une résistance extraordinaire. Quoi qu'il en soit, le fait important est que, lors de l'avènement d'une nouvelle flore dans une île volcanique où la végétation a été détruite, les Fougères précèdent les Phanérogames.

PÉTIOLE.

L'étude de la structure du pétiole des Fougères a été, de la part de M. Thomæ, l'objet d'un travail étendu auquel nous renverrons le lecteur (2). Les seuls faits nouveaux que j'aurais à mentionner relativement au pétiole des Gleicheniacées, ont été exposés dans le chapitre précédent. Je rappellerai seulement que la forme de la stèle est bien différente dans les deux sections du genre *Gleichenia*; circulaire ou subcordi-

(1) *Gymnogramme calomelanos* Kaulf., *Acrostichum scandens* J. Sm., *Blechnum orientale* L., *Acrostichum aureum* Cav., *Pteris longifolia* L., *Nephrolepis exaltata* Schott., *Nephrodium calcaratum*, *Nephrodium flaccidum* Hook., *Pteris aquilina* L., var. *Pteris marginata* Bory, *Onychium auratum* Kaulf.

(2) Voir aussi Colomb, *Essai d'une classification des Fougères de France basée sur leur étude anatomique et morphologique*, Bull. Soc. bot. de France, 1888, n° 2.

forme dans les *Eugleichenia*, elle a plus ou moins la forme d'un C dans les *Mertensia*. D'autre part, tous les *Euglei-*

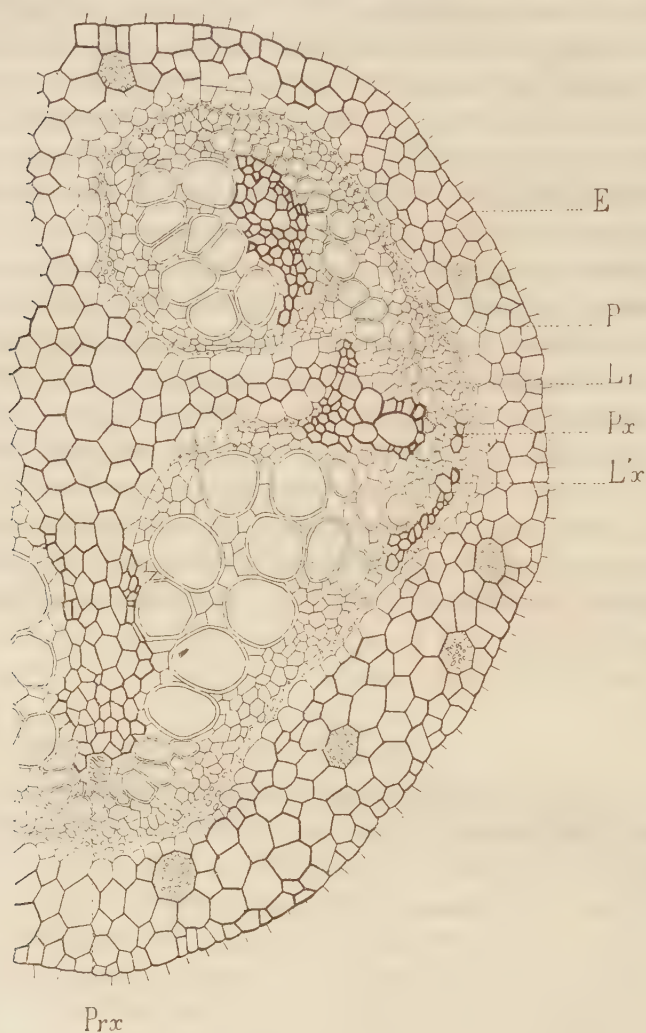


Fig. 18. — *Gleichenia rupestris* Br. — Pétiole, coupe transversale un peu au-dessous de la première ramification; E, endoderme; P, péricycle entièrement occupé par des vaisseaux (?) réticulés à l'exception de la couche interne; çà et là, on voit la paroi terminale d'un de ces vaisseaux; L₁, protophloème; L'x, tubes criblés lignifiés; Prx, protoxylème (gross. 140).

chenia, à l'exception du *G. Boryi*, possèdent dans le péricycle de leur pétiole des cellules ponctuées ou réticulées

à membranes fortement lignifiées (fig. 18). Ces éléments ne se montrent qu'à l'état isolé dans les pétioles des *Mertensia*, ou même, dans la plupart des espèces, ils font complètement défaut. — J'ai eu occasion de faire une série d'observations sur la structure des tubes criblés dans la tige et dans le pétiole. Comme c'est dans cette partie de la feuille que j'ai pu les étudier le plus facilement, c'est ici que j'exposerai les résultats obtenus sur deux points controversés, encore que cet exposé ait pu aussi bien trouver place dans une autre partie de ce travail.

Tubes criblés. — Les tubes criblés des Fougères nous sont connus d'après les travaux de Dippel, de MM. Russow, de Bary et de Janczewski (1), et ceux plus récents de M. Terletski (2).

Les résultats obtenus presque simultanément par M. Russow et M. de Janczewski concordent en général. Il n'y a divergence que sur un point, M. Russow admettant que, dans toutes les Cryptogames vasculaires, les pores de ces éléments sont bouchés par des cals, comme dans les Phanérogames, M. de Janczewski considérant, au contraire, cette formation comme exceptionnelle dans le groupe qui nous occupe (*Pteris aquilina*, *Osmunda regalis*). Il est vrai que M. Russow établit des distinctions entre les tubes des Cyathéacées et ceux des Polypodiacées, au point de vue de la puissance de développement de ce cal, qui, facile à mettre en évidence chez les premières, serait chez les secondes extrêmement peu distinct.

Les résultats de mes recherches se rapprochent beaucoup plus de ceux de M. Russow que de ceux de M. de Janczewski. En réalité, il y a des cals dans les tubes de toutes les Fougères (y compris les Gleichéniacées non examinées jusqu'ici

(1) On trouvera la bibliographie dans le Mémoire de M. de Janczewski (*Études sur les tubes cribreux, Annales des Sc. Nat., Botanique*, 1882) et dans celui de M. Potonié (*Leitbündel d. Gefässkryptogamen, Jahrb. d. Kg. Bot. Gartens zu Berlin*, t. II, 1883, p. 230).

(2) Terletski, *Loc. cit.*

et dans lesquelles, sur des matériaux d'herbier, j'ai pu mettre ces formations en évidence avec la plus entière certitude), et même dans le *Salvinia* (fig. 19). Quant à la distinction à établir entre les Cyathéacées et les Polypodiacées sous le rapport de l'abondance de cette production, je ne crois pas qu'elle puisse être maintenue, car j'ai trouvé des cals dans toutes les Polypodiacées où je les ai cherchés dans des tubes criblés complè-

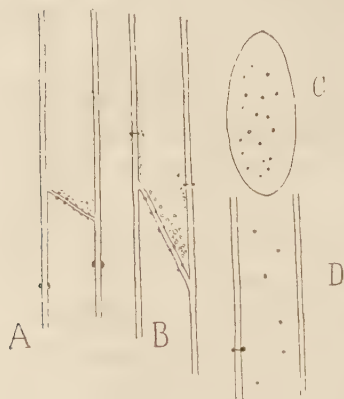


Fig. 19. — *Salvinia natans*. — Tubes criblés. A, B, deux tubes montrant les cloisons transverses inégalement inclinées; C, une cloison transverse vue à plat, montrant les cals; D, pores isolés sur une cloison longitudinale (gross. 550).

tement formés; et dans certaines espèces, comme le *Woodwardia radicans*, les cals sont aussi développés que dans toutes les Cyathéacées que j'ai vues.

D'autre part, contrairement à l'avis de M. Russow, qui admet l'existence de cals dans les Marattiacées et les Ophioglossées, je crois pouvoir affirmer pour l'*Angiopteris*, que cette plante n'a pas de cals dans ses tubes criblés, et quant à l'Ophioglosse, leur absence complète chez cette plante n'est pas douteuse.

Une seconde question, qui restait encore à résoudre après

les recherches des auteurs précédents, était celle relative à la perforation des tubes criblés. Dans une note antérieure, j'ai admis, d'accord en cela avec MM. de Janczewski et Russow, que ces cribles n'étaient pas perforés, et de fait, si on étudie les membranes sur des matériaux frais, même à l'aide des réactifs colorants, les cribles paraissent séparer complètement deux articles contigus ou superposés, et il ne semble pas y avoir de communication. Mais si l'on applique à ces recherches les méthodes en usage pour mettre en évidence les communications protoplasmiques intercellulaires, il faut, je crois, arriver à conclure à la perforation. La chose

n'est pas douteuse pour les tubes d'*Angiopteris* et d'*Ophioglossum* ; dans ces deux plantes, j'ai très bien vu à maintes reprises, après traitement approprié, des filaments plus ou moins fins strier la membrane, fermant les pores et passer d'un tube à l'autre (fig. 20 et 21).

Pour les Fougères, la question est plus compliquée, et M. Terletzki, qui l'a abordée, ne l'a pas résolue comme il le pense, car ce botaniste, dans son étude sur le *Pteris aquilina*, n'a pas tenu compte de ce fait, que MM. Russow et de Janczewski s'accordaient à admettre, la présence de cals fermant la ponctuation, ce dont M. Terletzki ne parle pas. Ainsi, ce que cet auteur prend pour des communications protoplasmiques ouvertes, ce sont les bâtonnets calleux traversant la membrane. Comme je n'ai pu jusqu'ici arriver à colorer d'une façon indépendante à la fois le contenu du tube et le bouchon calleux, il ne m'est pas possible de dire si, comme je le crois, les bâtonnets calleux sont perforés.

Dans ces dernières années, M. Mangin (1) a appelé l'attention sur une substance spéciale, assez répandue en somme dans les cellules des plantes, substance qui présenterait les réactions *colorées* de ce bouchon des pores des tubes criblés, et, que pour cette raison, il propose d'appeler *callose*. Cette *callose* se montre dans les cellules les plus diverses. Étant données, d'une part, la frappante analogie qu'il y a au point de



Fig. 20. — *Ophioglossum eu-gatum*. — Tube criblé de la tige; a, portion de paroi transversale d'un tube frais examinée dans l'eau sans réactif. — b, une autre portion de paroi transversale après l'action de l'acide sulfurique et coloration. Dans les deux cas les globules réfringents qui se trouvent en quantité au niveau des pores ont été supprimés (gross. 440).

(1) L. Mangin, Observations sur la présence de la callose chez les Phanérogames (*Bull. Soc. Bot. de France*, tome XXXIX, p. 260, 1892). On y trouve l'indication des travaux antérieurs.

vue des ouvertures ménagées dans les parois cellulaires — et qui sont ou béantes (ce que je ne crois pas), ou occupées par une substance spéciale qui favoriserait la diffusion des albuminoïdes entre deux cellules, — et d'autre part, la présence de ces dépôts calleux, on peut se demander si le rapprochement que nous faisons plus loin (1) entre une cellule de parenchyme et un tube criblé n'est pas plus étroit encore.



Fig. 21. — *Angiopteris Durvilleana*. — Tube criblé du pétiole. Portion de paroi transversale après gonflement par l'acide sulfurique montrant la perforation des pores au niveau desquels on voit les globules réfringents (gross. 440).

Il n'en est rien. Et en admettant même, ce qui n'est pas démontré, qu'il y ait identité entre la substance qui ferme les pores des tubes criblés et celle qui se montre dans les cellules les plus diverses, il restera toujours entre les deux cette différence considérable, à mon sens, que la première est *constamment en relation avec une ponctuation*, ce qui n'est pas le cas pour la seconde.

Présence du cal et perforation des tubes, tels sont les deux points sur lesquels j'avais surtout à compléter les observations de MM. de Janczewski et Russow. Quant à la structure des tubes, je n'ai rien à dire qui n'ait été dit par les précédents auteurs. Je signalerai seulement les très remarquables tubes criblés des Cyathéacées, du *Cyathea medullaris* en particulier (fig. 22).

Dans le pétiole de cette plante, j'ai trouvé des tubes de $35\ \mu$ de diamètre, dont les cloisons dépassaient $700\ \mu$ de longueur, soit plus de 20 fois le diamètre du tube. Il en résulte que sur une grande partie de leur trajet ces cloisons, beaucoup plus minces d'ailleurs que les cloisons longitudinales, semblent

(1) Voir le paragraphe des *Communications protoplasmiques*, p. 211.

parallèles à ces dernières. C'est par centaines qu'on y peut compter les plages criblées, limitées par des tractus celluloseux onduleux. Dans chaque plage on peut distinguer un certain nombre de centres autour desquels les pores se sont développés (fig. 22) (1).

C'est là la plus grande exagération de ce qu'on appelle les tubes du type *Vigne* (2).

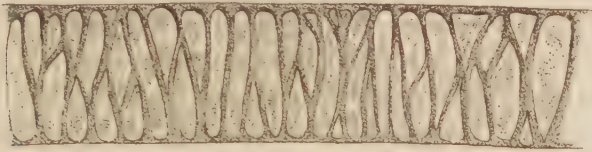


Fig. 22. — *Cyathea medullaris*, Pétiole. — Portion de cloison transversale de tube criblé (gross. 400).

Le lecteur trouvera dans le mémoire de M. Potonié (3) les indications bibliographiques relatives aux « fibres libériennes » (*Bastähnlichen Fasern*) des Cryptogames vasculaires. Ces éléments, que j'ai observés dans la tige du *Gleichenia polypodioides* et dans le pétiole des *G. hecistophylla*, *rupestris*, *circinata*, doivent être, à mon avis, considérés comme des tubes criblés lignifiés. Ils occupent la véritable position des tubes criblés (voir la figure 18), et les ornements de leurs parois sont exactement ceux de tubes criblés à l'intérieur desquels serait venu s'appliquer un dépôt ligneux.

LIMBE.

Division du sujet.

Le limbe nous offre à considérer :

- 1° Une *écorce* (parenchyme foliaire, mésophylle), limitée extérieurement par un *épiderme* ;
- 2° Un ensemble de *stèles* qui, seules ou avec des épaississe-

(1) Georges Poirault, *Tubes criblés des Filicinées*, Comptes rendus, 27 juillet 1891.

(2) Lecomte, *Liber des Angiospermes* (Ann. Sc. Nat., 7^e série, X).

(3) Potonié, *loc. cit.*, p. 241-242.

ments sclérenchymateux de l'écorce surajoutés, constituent les nervures.

L'exposé qui va suivre comprend : A. Des considérations générales sur la structure de l'écorce ; comment on peut comprendre sa différenciation.

a. Quelques détails relatifs aux particularités de structure de l'épiderme (et de ses dépendances : stomates, sclérites), et de l'écorce.

B. Structure des stèles (correspondance des nomenclatures employées) ; variation de cette structure dans l'ensemble de la feuille ; terminaison des stèles.

a₁. Une série d'observations sur les points suivants :

1° Communications protoplasmiques, p. 210.

2° Cristalloïdes, p. 224.

3° Oxalate de calcium, p. 229.

4° Nodules siliceux des *Marattia* et *Angiopteris*, p. 240.

5° Bâtonnets intercellulaires, p. 243.

A. *Considérations générales sur la structure de l'écorce de la feuille.* — La feuille de l'*Hymenophyllum Malingii* présente une structure très remarquable (1). Sa section transversale a la forme d'une ellipse, dont le centre est occupé par une stèle très réduite, entourée d'une endoderme et d'une gaine relativement épaisse de cellules scléreuses largement ponctuées. Tout autour de ce massif scléreux, sont fichées de longues cellules à chlorophylle, papilleuses, complètement isolées les unes des autres, et de grands poils étoilés. Ces cellules à chlorophylle représentent tout le système assimilateur de la plante. C'est donc là un type tout à fait spécial. Partout ailleurs, chez les Fougères, les cellules vertes forment une lame continue, qui, dans la majorité des espèces d'Hyménophyllacées, est réduite à une seule assise, mais, chez beaucoup d'autres plantes de cette famille, et dans toutes les Polypodiacées, comprend plusieurs couches de cellules. La structure de cette lame foliaire peut être ramenée à deux types bien dis-

(1) Giesenhagen, *Hymenophyllaceen*, p. 449. — Flora, 1890.

tinets. Dans un premier, réalisé chez les Hyménophyllacées, et exceptionnellement chez les autres Fougères, les cellules sont intimement unies entre elles sans laisser de méats, et cette absence de méats est en rapport avec l'absence de stomates.

Dans un deuxième type, les cellules sont plus ou moins lâchement unies entre elles et les cavités aérifères qui les séparent communiquent avec l'extérieur par des stomates, généralement localisés sur la face opposée à celle qui regarde la tige.

Je ne m'arrêterai à la première structure, déjà connue depuis longtemps, que pour rappeler qu'elle n'est pas spéciale aux Hyménophyllacées; que M. Bower l'a déjà mentionnée dans l'*Asplenium resectum* (1), une Polypodiacée dont la spécification est douteuse; enfin que, tout récemment, M. Giesenhagen l'a rencontrée dans l'*Asplenium obtusifolium* (2). Ce n'est donc pas là un caractère de famille, mais un caractère d'espèce ou même de variété ne se montrant que dans des plantes vivant dans un air saturé d'humidité, sous une lumière très faible, c'est-à-dire dans des conditions qui sont celles des Hyménophyllacées, conditions auxquelles certaines Polypodiacées peuvent s'adapter. Dans ces lames cellulaires compactes, il n'y a de chlorophylle que dans les cellules les plus superficielles, parfois même dans une seule assise à la face supérieure (*Trichomanes Hildenbrandtii*) (3), les parties les plus profondes des tissus ne contenant souvent que des réserves.

En tous cas, dans ces cellules, les grains de chlorophylle sont appliqués directement contre la paroi externe.

Mais lorsque la plante ne croît plus dans ces conditions exceptionnelles, et doit à la fois se défendre contre la dessiccation et protéger sa chlorophylle contre l'action destructive de

(1) Bower, *The comparative examination of the meristems of Ferns, as a Phylogenetic study* (Ann. of Botany, vol. VIII, n° XI, 1889, p. 348).

(2) Giesenhagen, *Hygrophile Farne*. Flora, 1892.

(3) Giesenhagen, *Hymenophyllaceen*, p. 449.

la lumière, elle a recours à une autre disposition. Les grains de chlorophylle se retirent de la face externe et viennent s'appliquer sur les faces radiales et internes; mais comme là ils perdent le contact avec l'atmosphère, la plante se crée une atmosphère interne, qui n'est pas soumise aux mêmes vicissitudes que l'atmosphère extérieure, et réalise ainsi dans la profondeur de ses tissus des conditions qui se rapprochent de celles d'une Hyménophyllacée. Pour cela elle écarte ses cellules les unes des autres et forme des méats qui constituent un système de canalisation intérieure très complet et très varié, entraînant une augmentation considérable de la sur-



Fig. 23. — *Asplenium myriophyllum*, feuille, coupe transversale.

face assimilatrice. Cette disposition offre donc aux grains de chlorophylle, non seulement un abri contre une lumière trop vive, mais aussi le contact avec une atmosphère incessamment renouvelée et maintenue à un degré d'humidité convenable par le jeu régulier des stomates.

L'exemple le plus simple de cette structure, qu'on pourrait appeler *méatique* par opposition à la première qui serait dite *compacte*, nous est offert par un *Asplenium* de Cuba distribué par Wright sous le n° 1092 (ce serait une forme jeune de l'*Asplenium myriophyllum* Presl. ?), plante qui rappelle un peu, par sa lame pellucide, une Hyménophyllacée, mais qui en diffère absolument par sa structure interne (fig. 23). Le limbe ne comprend que deux couches de cellules; les cellules aplaties qui forment la face inférieure sont intimement unies entre elles, mais les cellules cupuliformes de la couche supérieure, qui constituent à elles seules plus des deux tiers de l'épaisseur du limbe, ne sont unies latéralement que sur une petite partie de leurs cloisons radiales. Il en résulte que toute la feuille est creusée de méats, qui communiquent avec le dehors par de rares stomates situés

à la face inférieure. — Mais le plus souvent la structure présente une complication plus grande, par suite de l'augmentation de nombre des couches de cellules chlorophylliennes, qui est de trois à quatre dans la majorité de ces Polypodiacées à feuilles très minces (*Aspidium dissectum*, *Gymnogramme pumila*, *Asplenium Mannii*, etc.).

Toutes les cellules contiennent de la chlorophylle, aussi bien dans la couche limitante que dans les assises plus profondes.

La forme de ces cellules qui constituent le parenchyme foliaire est très variable, mais on peut se faire une idée complète de l'ensemble de ces variations en partant des considérations suivantes.

Une cellule de feuille de Fougère est typiquement une cellule cylindrique allongée dans le plan du limbe. Les décollements de membranes qui se produisent entre ces cellules et qui donnent naissance aux méats sont plus ou moins étendus suivant les cas, mais vont toujours en augmentant de la face supérieure à la face inférieure où se trouvent les stomates. On peut donc suivre la transformation graduelle de l'élément cylindrique primitif en une cellule rameuse à bras de plus en plus longs. Dans bien des cas, tout le parenchyme est formé de cellules semblables; mais ailleurs, on voit celles situées vers la face supérieure, à commencer par l'assise limitante externe, présenter une réduction dans le sens de la longueur. La cellule se ramasse pour ainsi dire, réduit la longueur de ses bras latéraux, ses bras inférieurs subsistant seuls et venant rejoindre les bras supérieurs des cellules sous-jacentes. Puis, la réduction des bras latéraux continuant, elle se transforme en une cellule cylindrique, ou à peu près, allongée non plus dans le sens longitudinal, mais perpendiculairement au plan de la feuille (1). Les bras latéraux ont

(1) C'est la forme bien connue des cellules palissadiques. Cette disposition semble en contradiction avec ce que nous avons dit précédemment de la tendance qu'a la plante à augmenter son atmosphère interne. La chose s'explique par ce fait que les cellules sont le plus exposées à la lumière, que par conséquent les grains de chlorophylle doivent prendre la position

complètement disparu, les cellules se serrant les unes contre les autres en laissant entre elles des méats assez petits comparés à ceux du parenchyme sous-jacent, et les bras inférieurs viennent comme précédemment établir la relation avec les cellules inférieures. En résumé, augmentation graduelle des méats de la surface supérieure à la face inférieure, tendance au redressement des cellules supérieures perpendiculairement à la surface : tels sont les deux traits principaux de la structure de la feuille.

Mais, si chez beaucoup de Fougères (*Asplenium cultrifolium*, *Trichomanes lanceolatum*, *Fadyenia prolifera*), l'assise supérieure ne diffère pas des cellules sous-jacentes au point de vue du contenu chlorophyllien, il n'en est pas partout de même et, dans un nombre considérable de cas, il s'isole à la face supérieure une assise d'où la chlorophylle disparaît partiellement ou en totalité. En même temps, les cellules externes perdent la forme en creuset qu'elles avaient précédemment (*Hemionitis palmata*, *Asplenium marinum*) ; leurs parois radiales se soudent dans toute leur longueur, puis ces parois s'épaississent plus ou moins, en un mot, il se fait un *épiderme*, dont nous signalerons plus loin les différentes particularités.

Ce phénomène de spécialisation d'une assise peut se répéter sur la couche sous-jacente et même sur plusieurs assises. Il se constitue alors ce qu'on a appelé un hypoderme et ce que M. Van Tieghen désigne (comme dans la racine et dans la tige) sous le nom d'*exoderme*. Cet exoderme distinct

de profil (voir plus loin). Or ces grains se disposent dans le plasma pariétal à plat comme des galets au fond d'un ruisseau. Cette nécessité entraîne le développement de la cellule parallèlement à la direction des rayons lumineux, c'est-à-dire perpendiculairement à la surface du limbe. Le système palissadique n'est donc pas en contradiction avec ce que nous avons dit de l'atmosphère interne. Sa production est dans certains cas une nécessité physiologique tellement impérieuse qu'il y a une relation directe entre la puissance de son développement et l'intensité lumineuse à laquelle la feuille est soumise (Stahl, Dufour). D'autre part, l'intensité relativement faible de la lumière dans les couches profondes du tissu, détermine la position frontale des grains et par conséquent le développement longitudinal des surfaces destinées à les soutenir, c'est-à-dire du corps et des bras de notre cellule cylindrique.

se montre dans des feuilles de structures très différentes, aussi bien dans celles où les cellules sont toutes allongées dans le plan de la feuille, que dans celles où il y a des palissades, ou dans ces cas intermédiaires où les cellules sont isodiamétriques. Il ressemble à l'épiderme par l'absence complète de chlorophylle, l'étroite union de ses cellules les unes avec les autres. S'il reste mince dans beaucoup de cas (*Platycerium*), ailleurs l'épaississement de ses membranes peut dépasser de beaucoup celui des cellules épidermiques (*Pterozonium*).

Nous avons précédemment comparé les conditions d'atmosphère interne de la feuille aux conditions extérieures qui sont celles des Hyménophyllacées. Mais tandis que l'Hyménophyllacée est passive vis-à-vis de son milieu, qu'elle meurt dès que l'air devient moins humide et la lumière plus intense, la plante à parenchyme méatique a plus de ressources pour se défendre. Elle peut, en effet, en fermant ses stomates, conserver à son milieu gazeux intérieur une humidité convenable. De plus, en épaississant en tout ou en partie les parois des cellules qui limitent ses méats, elle peut diminuer d'autant sa perte d'eau par évaporation interne. C'est du moins à cela que semblent correspondre ces épaississements du parenchyme lacuneux si visibles dans les *Jamesonia*, le *Pterozonium reniforme*, les *Davallia* de la section *Eudavallia*, beaucoup de Cyathacées, etc., etc. Dans le *Pterozonium*, le parenchyme palissadique supérieur n'est pas lignifié, mais tout le reste du tissu se colore par le phloroglucine et l'acide chlorhydrique. Ailleurs, la plante paraît assurer sa distribution d'eau intérieure par l'adjonction d'un système qui, tout en étant par la structure de ses éléments très différent de ce que M. Van Tieghem a appelé tissu d'irrigation dans la feuille des *Podocarpus*, semble répondre au même but. Dans l'*Acrostichum aureum* par exemple, dont la feuille très coriace est pourvue d'un épiderme à parois minces cellulósiques, mais d'un exoderme à membranes épaisses lignifiées, on voit, dans le plan moyen du limbe, venant se rattacher aux cellules épaisses de la gaine peristélique, un réseau de cellules à parois minces

faiblement lignifiées et pourvues de ponctuations très nombreuses et de formes très variées. Chacune de ces cellules prise isolément est une cellule rameuse dont tous les bras sont dans un même plan et viennent s'unir à ceux des cellules congénères. Leur ensemble forme donc un réseau à mailles très larges, à travers lesquelles les gaz peuvent circuler facilement et monter entre les éléments situés à la face supérieure. Si le tissu d'irrigation était formé de cellules étroitement unies les unes aux autres, les méats de la partie supérieure de la feuille se trouveraient isolés de toute communication avec le dehors, les stomates étant localisés à la face inférieure où, soit dit en passant, ils sont particulièrement nombreux (1).

(1) Le lecteur trouvera dans le *Journal de Botanique* de 1887 un bon article de M. Dufour, intitulé : *Les récents travaux sur le tissu assimilateur des plantes*. C'est un résumé des différentes interprétations de la structure de la feuille, proposées dans ces dernières années par M. Stahl et par M. Haberlandt (pour ce dernier auteur voir aussi *Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen*. Pringheim's Jahrb., t. XIII, 1884, p. 74, et *Physiologische Pflanzenanatomie*, p. 180). — M. Stahl reprenant et généralisant les résultats déjà mentionnés par M. Böhm, puis par MM. Faminztin et Borodin (on trouve la bibliographie dans Pfeffer : *Pflanzenphysiologie*, t. II, p. 397), sur les mouvements des grains de chlorophylle, constate que dans une cellule les grains font face aux rayons incidents lorsque la lumière est faible, tandis qu'ils prennent une position de profil lorsque la lumière est plus forte. Il en résulte que des cellules profondes du limbe, qui reçoivent une lumière faible, peuvent s'allonger dans le plan de la feuille, parallèlement aux deux faces, et disposer leurs corps chlorophylliens face aux rayons lumineux.

Partant de cette donnée que l'énergie assimilatrice des plantes est proportionnelle à la quantité de chlorophylle qu'elles contiennent, M. Haberlandt admet que la plante doit tendre à augmenter autant que possible le développement de ses surfaces chlorophylliennes (*Principe des surfaces chlorophylliennes maxima*) ; d'autre part, il importe que les produits de l'assimilation soient enlevés des cellules le plus rapidement possible (*Principe de l'enlèvement des produits par le plus court chemin*). M. Haberlandt ne nie pas le fait du déplacement des grains de chlorophylle, seulement il n'en tire aucun parti pour expliquer la disposition des éléments de la feuille, et il cherche plutôt à trouver des exceptions à cette règle de position des grains : profil au soleil, face à l'ombre, énoncée par M. Stahl. Alors, c'est par la direction des courants diffusifs, débarrassant les cellules de leurs produits d'assimilation qu'il veut expliquer les contradictions entre les faits et la règle de M. Stahl. Il y a, dit-il, des grains de chlorophylle sur les parois qui ne sont pas traversées par un courant de substances, il n'y en a pas sur celles par où passent les produits de l'assimilation.

a. *Structure de l'épiderme et de l'écorce* (1). — Chez les Dicotylédones, on observe souvent une différence notable entre l'épiderme de la face supérieure et celui de la face inférieure; dans le premier, les cloisons radiales sont rectilignes; elles sont plus ou moins onduleuses dans le second. Chez les Fougères, la différence est beaucoup moins tranchée; et si, pour l'ordinaire, les ondulations sont plus marquées à la face inférieure, la disposition inverse peut se rencontrer (*Platyzoma*). Les feuilles plus ou moins charnues et

Expliquer une structure, c'est indiquer quelle est la cause, ou quelles sont les causes internes ou externes qui la déterminent. Or à, propos de ce parenchyme de feuille, que voyons-nous? une cause déterminante très nette: la nécessité pour la plante de faire prendre à ses grains de chlorophylle une position en rapport avec l'intensité lumineuse la plus habituelle. La direction des grains détermine donc la direction des membranes cellulaires, et par conséquent la forme des cellules. D'autre part, les considérations précédemment introduites sur l'atmosphère interne, combinées avec ce principe de l'orientation des grains, nous permettent, je crois, d'expliquer d'une façon plus satisfaisante la structure du parenchyme foliaire.

Ainsi, à mon avis, c'est pour être au contact de l'atmosphère interne qu'il y a des grains de chlorophylle à l'extrémité des cellules qui forment le plancher de la chambre sous-stomatique du *Brassica Napus* (voir Dufour, *loc. cit.*, p. 67). C'est par la même raison qu'on peut expliquer la disposition du *Scilla bifolia*, signalée par M. Haberlandt comme contraire à la règle de M. Stahl (voir Dufour, *loc. cit.*, p. 67, fig. 3). La position des grains est bien, en pareil cas, celle voulue par la théorie de l'auteur de l'*Anatomie physiologique*; mais elle s'explique mieux, ce me semble, en disant que c'est pour être au contact de l'atmosphère interne qu'il y a des grains dans la fourche de cet Y constitué par les trois palissades (car ce qui se trouve au-dessus de la cellule qui fait le pied de l'Y, ce n'est pas une cellule, mais un méat).

A mon avis, c'est parce que les membranes considérées par M. Haberlandt comme les surfaces de filtrage des matériaux élaborés ne sont pas en contact direct avec l'atmosphère interne qu'elles sont dépourvues de chlorophylle. Ces membranes ne se sont pas débarrassées de chlorophylle pour laisser passer les produits; c'est parce que la lumière et l'atmosphère interne les attirant d'un côté ou d'un autre, ont déterminé l'orientation des grains qu'il y a des parois dépourvues de chlorophylle.

Enfin, si le lecteur veut bien se reporter au Mémoire précédemment cité par M. Haberlandt (*Vergleichende Anatomie*, etc.), il verra (par exemple, Pl. III, fig. 4, 5, 10 et 18, et Pl. VIII, fig. 11 et 13) que ces voussures des membranes, considérées par l'auteur comme destinées à augmenter la surface chlorophyllienne — ce que j'admets parfaitement — sont creuses, et que par conséquent les grains qui les couvrent sont en contact avec l'atmosphère interne.

(1) Axel Vinge, *Bidrag til Kannedom om ormbunkarnes Bladbyggnad*, Lund 1889. Je n'ai, à mon grand regret, pu lire ce mémoire, écrit en langue suédoise.

à cuticule épaisse présentent ces mêmes caractères de l'épiderme aussi bien à la face supérieure qu'à la face inférieure (1).

L'épiderme des Fougères offre cette particularité que, dans un grand nombre d'espèces (*Didymochlæna*, *Asplenium trifolium*, *Lastreæ Klotzschii*, *Aspidium Forsteri*), il ne se distingue de la couche corticale sous-jacente que par les ondulations des parois radiales et par un très faible épaissement des parois externes de ses cellules, qui renferment de la chlorophylle. Les cellules de l'épiderme présentent parfois sur toute l'étendue d'une face foliaire la même structure (*Lindsaya trapeziformis*, *Allosorus crispus*, *Cyrtomium falcatum*, *Phlebodium venosum*, *Antrophyum ensiforme*); ailleurs, l'épiderme qui recouvre les nervures a une structure différente; il est formé de cellules très peu ondulées ou même presque rectilignes, allongées suivant le trajet des faisceaux (*Davallia polyantha*, *Microlepia hirta*, *Dicksonia anthriscifolia*, *Cystopteris fragilis*, *Llavea cordifolia*, *Jamesonia imbricata*, *Gymnogramme elongata*, etc., etc.). Cet épiderme, qui peut être dit *hétérogène*, est beaucoup plus répandu que le premier, qu'on peut appeler *homogène*. Beaucoup de Gleichéniacées, le *Davallia canariensis*, etc., nous offrent des passages entre ces deux formes extrêmes. Chez ces plantes, on ne trouve que çà et là au-dessus des nervures une ou deux cellules allongées, tandis que sur le reste de la face les parois sont plus ou moins sinueuses. De plus, quand on se rapproche du point de terminaison des nervures, on voit, à la face supérieure, les cellules épidermiques perdre peu à peu leurs sinuosités et c'est très souvent sous un massif de cellules à parois rectilignes que se fait la terminaison. Tantôt ces cellules se rapprochent par leur taille des cellules environnantes (*Blechnum spicant*, *Mertensia*, etc.), tantôt elles sont beaucoup plus étro-

(1) Pour l'interprétation mécanique de cette disposition, voir : Westermaier, *Jahrb. f. Wiss. Bot.*, t. XIV, p. 75. — Haberlandt, *Physiologische Pflanzenanatomie*, p. 72. — Benze, *Anatomie d. Blattoorgane einiger Polypodiaceen* Inaug. Diss. Berlin, 1887, p. 10 et 11. — P. Vuillemin, *Subordination des caractères anatomiques de la feuille dans le Phylum des Anthyllis*. Nancy, 1892, p. 155.

tes (*Scolopendrium*, *Didymochlæna*). Nous aurons d'ailleurs occasion de revenir sur ces plages épidermiques en parlant de la terminaison des stèles. A ce propos, nous verrons que lorsque cette terminaison se fait dans l'épaisseur même du parenchyme, et non vers la face supérieure, l'épiderme ne subit pas de différenciation spéciale.

Les cellules épidermiques sont en général aplaties et plus fortement épaissies sur leurs faces externes que sur leurs faces radiales ou internes. L'épaisseur de ces parois externes est fort variable; parfois assez minces (*Didymochlæna*, *Acrostichum crinitum*), elles sont ailleurs fort épaisses (*Polypodium phyllitidis*, *Polyp. lucidum* (1)), et, dans l'immense majorité des cas, ces épaississements sont plus développés à la partie supérieure du limbe (*Polypodium lingua*, *Scolopendrium*, *Alsophila*, etc.); parfois (*Balanium antarcticum*), on observe la disposition inverse, et c'est à la face inférieure de la feuille que l'épiderme est plus épais. Assez rarement l'épiderme porte des ponctuations sur ses faces externes; citons cependant à ce propos les *Drymoglossum* où ces ponctuations arrondies ou elliptiques sont très grandes et très nombreuses. Dans l'*Actiniopteris radiata*, l'épiderme supérieur porte des épaississements spirales limitant de véritables ponctuations allongées. Les parois radiales sont rarement rectilignes (*Ochropteris*, *Actiniopteris radiata*; le plus souvent elles sont onduleuses (*Scolopendrium brasiliense*, *Antrophyum ensiforme*, *Monogramma*, etc.), flexueuses (*Alsophila excelsa*, *Davallia canariensis*, *Woodsia ilrensis*, etc.), ou sinueuses (*Woodwardia radicans*, *Asplenium Nidus*, avec des épaississements aux angles ou aux sinus (*Pellaea flexuosa*, *Scolopendrium nigripes*, etc.).

Dans l'*Acrostichum præstantissimum*, les parois radiales sont presque rectilignes, et, l'on voit çà et là à la face supérieure, au point où deux parois se rencontrent, un gros épaississement collenchymatoïde.

(1) Benze, *Blattorgane einiger Polypodiaceen*, p. 14.

Les parois internes des cellules épidermiques sont généralement minces. Cependant, dans quelques espèces (*Acrostichum brevipes*, etc.), la face interne s'épaissit presque autant que la face externe.

Je n'ai que fort peu de choses à dire des *stomates*, constitués, comme d'ordinaire, par deux cellules réniformes accolées circonscrivant l'ouverture. Ces cellules contiennent un gros noyau, un protoplasme abondant, et, alors même que le reste du tissu en est dépourvu, de l'amidon. Je n'y ai jamais rencontré ni cristalloïdes (intra ou extranucléaires), ni oxalate de calcium. — Les stomates sont particulièrement nombreux dans certaines Cyathéacées (*Cibotium Schiedeï*) et Gleichéniacées (*G. hirta*), où presque toutes les cellules épidermiques sont stomatifères.

Les plus grands stomates connus se trouvent chez le *Kaulfussia*, les plus petits que j'aie rencontrés chez les Fougères sont ceux du *Gleichenia speluncæ*. — Au point de vue de leurs situations dans la cellule, ces stomates peuvent se rapporter à 2 types : 1° ils sont isolés au milieu de la cellule (*stomata libera*, Prantl); 2° ils sont appliqués contre une cloison (*stomata applicata*, Prantl). Le premier type se rencontre dans l'immense majorité des Fougères et le second est infiniment plus rare que les traités didactiques ne le laissent croire, car en dehors de certains *Anemia* (1) (23 *Euanemia*, 1 *Anemiorhiza*) et de quelques *Polypodium* (*P. lingua*, *P. loriforme*, etc.), je ne l'ai rencontré que dans le *Monogramme linearis* Klf. — (qu'il caractérise peut-être? En tous cas, les autres *Monogramme* cités plus loin à propos des sclérites ont des stomates appliqués).

La cellule stomatique étant, dans beaucoup de ces espèces, presque aussi grande que celle dans laquelle elle est découpée comme à l'emporte-pièce, la disposition n'est pas toujours très facile à voir, surtout lorsque les membranes sont épaissies.

(1) Prantl, *Schizeaceen*.

Le niveau d'insertion du stomate dans la cellule épidermique est variable. Ce stomate s'attache tantôt vers le haut (*Actiniopteris*, *Alsophila excelsa*, *Oleandraciliata*), tantôt vers le milieu (*Asplenium Halleri*, *Nidus varians*), tantôt vers le bas. Quand les cellules épidermiques sont bombées ou papilleuses, les cellules stomatiques sont beaucoup moins hautes et s'attachent alors vers le milieu ou vers le bas (*Polyp. lingua*).

Pour les raisons que j'ai dites plus haut (voir le paragraphe relatif aux écailles de la tige), je rattacherai l'étude des productions épidermiques à celle de l'appareil sécréteur qui fera l'objet d'un autre Mémoire, et, comme dépendance de l'épiderme, je ne m'occuperai ici que des *scélérites*. Ces productions ne sont pas fréquentes chez les Fougères. M. Kohl (1) les a indiquées dans les genres *Vaginularia*, *Vittaria*, *Antrophyum*. A propos de l'*Adiantum delicatulum* Mart., M. Giesenhagen (2) signale la présence de scélérites chez diverses espèces du même genre. Dans tous les cas, ces scélérites allongées, terminées en pointe aux deux extrémités, qui se montrent mêlées, en nombre plus ou moins grand, aux cellules épidermiques, ne paraissent pas se ramifier. Elles ont une membrane épaisse imprégnée de silice (3), un protoplasme pariétal peu abondant et un noyau.

Tous les *Vittaria* et *Antrophyum* que j'ai examinés avaient de semblables scélérites (4). Quant au genre *Vaginularia*, créé

(1) Kohl, *loc. cit.*, p. 201.

(2) Giesenhagen, *Ueber hygrophile Farne*, Flora, 1892.

(3) Kohl, *loc. cit.*

(4) Certains *Polypodium* ressemblent beaucoup comme aspect extérieur aux *Vittaria*. Même en l'absence de fructifications, il sera toujours possible de distinguer ces plantes génériquement. Les *Vittaria* ont des scélérites dans l'épiderme de la tige et de la feuille ; le système conducteur de la tige forme un tube qui s'ouvre à chaque nœud pour laisser partir les stèles destinées à la feuille. A l'intérieur de ce tube ou de cette gouttière, le liber présente souvent une réduction très remarquable (voir plus haut). D'autre part, je ne connais pas de *Polypodium* ayant des scélérites dans l'épiderme de la feuille ou de la tige, et dans ces espèces à aspect de *Vittaria*, la tige a des stèles distinctes et séparées, et ces faisceaux de sclérenchyme brun signalés précédemment.

par Fée pour une plante des Philippines, il n'est généralement pas adopté, et l'espèce unique qui le constitue est rattachée aux *Monogramme*. De ces plantes les unes ont des sclérites (*M. linearis* Klf., *M. Junghuhnii* Hk. (*Diclidopteris tenuissima* Brack.), *M. trichoidea*), d'autres en sont dépourvues (*M. (Cochlidium) graminoides* et *M. (Pleurogramme) immersa*) (1).

M. Baker maintient dans le *Gymnogramme* une espèce placée dans ce genre par Sprengel, mais pour laquelle J. Smith a fait le genre monotype *Hecistopteris* (1839), qu'il rapproche des *Monogramme* parce que, dit-il, dans certains cas la fronde est monosore. La présence de sclérites dans l'*Hecistopteris pumila* J. Sm. semble encore justifier ce rapprochement.

Il n'y a certainement pas un genre de Fougères qui se prête aussi bien que les *Adiantum* à l'étude des diverses manières d'être de l'appareil de soutien de la feuille. En effet, dans ce groupe, si homogène au point de vue systématique, on voit la structure varier dans des limites très étendues et l'histoire du stéréome de la feuille y est particulièrement instructive, car elle résume à peu près toutes les combinaisons possibles de stéréome se rattachant à l'appareil tégumentaire et à l'appareil conducteur. — 1° Un premier type se distingue par la présence d'une file de sclérites développées dans l'épiderme inférieur au-dessous de la nervure (*Ad. Hewardia* Kze, *A. venustum* Don, *A. monochlamys* Eaton, *A. Davidii* Franchet). Beaucoup plus rarement, semble-t-il (*A. Shepherdii* Hook.), cette trainée unique de sclérites se développe au-dessus de la nervure dans l'épiderme supérieur et, en général, on peut dire que, quand il n'y a de sclérites que sur une face et que ces sclérites suivent les nervures, elles sont localisées à la face inférieure; 2° Mais la disposition qui paraît la plus fréquente est celle des *A. Balfouri*, *chilense* Klf., *Schweinfurthi* Kuhn, *A. caudatum*, *A. Peruvianum* Klotzsch, *A. Mettenii* Kuhn; là, les sclérites

(1) Faute de matériaux convenables je n'ai pu vérifier si, comme je le crois, tous les *Eumonogramme* admis par M. Baker (Synopsis, p. 375) ont des sclérites. Au point de vue des sclérites, le *M. (Cochlidium) graminoides* Baker, doit être exclu de cette première section et rattaché aux *Pleurogramme*, ce que fait d'ailleurs J. Smith (*Historia Filicum*, 1877, p. 178).

se montrent à la fois au-dessus et au-dessous des nervures.

3° Ailleurs (*A. microphyllum* Kaulf., *A. nigrescens* Fée, *A. Kaulfussii* Kze.), à ce premier système de sclérites suivant les nervures s'en adjoint un autre développé en dehors des nervures. Mais là, ces éléments ne forment plus une traînée continue; ils sont épars et toujours allongés dans le sens de la direction de croissance de la feuille; en aucun cas ils ne sont disposés transversalement.

4° Dans l'*A. pulverulentum* L., *A. crenatum* Willd., *A. vitulosissimum* Mett., les sclérites qui suivaient les faisceaux disparaissent à la face supérieure, où subsiste seul le système extra-nervillaire, tandis qu'à la face inférieure les deux systèmes sont bien développés.

5° Dans un nombre très notable d'espèces (*A. grossum* Mett., *A. dolosum* Kze., *A. phyllitidis* J. Sm., etc.), il n'y a plus de sclérites correspondant aux nervures et les sclérites extra-nervillaires constituent, avec les gaines plus ou moins épaissies des stèles, l'appareil de soutien de la feuille (1).

6° Enfin, dans un dernier type (*A. deltoideum* Swartz, *A. subcordatum* Sw., *A. tomentosum* Klotzsch), il semble que l'appareil de soutien, que nous avons vu peu à peu abandonner le trajet des nervures pour se répandre sur toute la feuille, se résolve pour ainsi dire en la monnaie de toutes ces sclérites éparses sur l'épiderme, et, se partageant également entre toutes ces cellules épidermiques, se présente dans chacune d'elles sous la forme d'un épaississement des parois externes.

L'écorce de la feuille est généralement formée de cellules à membranes assez minces et cellulósiques. Cependant, on observe parfois des épaississements surtout dans les cellules de l'écorce lacuneuse (*Schwammparenchym* (*Davallia pentaphylla*, etc.)). Dans certains *Polypodium* (*P. thyssanolepis*,

(1) La structure des gaines entourant les stèles (*Bastscheide*) varie beaucoup d'une espèce à une autre, et les caractères qu'on en peut tirer, combinés à ceux que nous donne le mode de distribution des sclérites, et à diverses autres particularités anatomiques, peuvent aider à la distinction de certaines espèces. Les *Lindsaya*, qui par leur port rappellent les *Adiantum*, semblent dépourvus de sclérites.

lanceolatum, *longifolium*, etc.), les zones de contact des cellules palissadiques portent des épaississements très marqués,

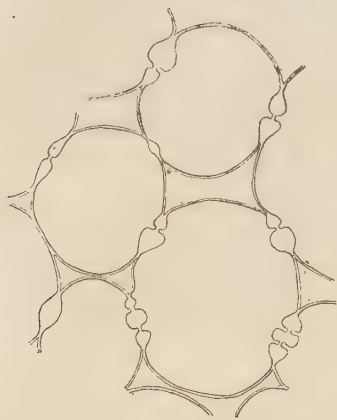


Fig. 24. — *Potypodium thyssanolepis*
— Cellules palissadiques coupées
transversalement.

où sont ménagées de distance en distance des punctuations rondes ou elliptiques assez larges. Le plus souvent il n'y a que deux séries longitudinales de ces punctuations; mais ailleurs, lorsque les cellules se touchent par une surface plus grande, on trouve jusqu'à cinq ou six séries longitudinales de punctuations (fig. 24). Nous avons déjà signalé la lignification des membranes dans le *Pterozonium reniforme*; ce fait est exceptionnel. Dans divers *Aspidium*, on

trouve dans l'écorce du limbe de grands poils sécréteurs, sur lesquels nous reviendrons dans un travail ultérieur.

1° Les *communications protoplasmiques intercellulaires* ont été, dans ces dernières années, l'objet de recherches attentives. D'observations déjà nombreuses il résulte que, loin d'être isolés, les contenus cellulaires sont réunis par de fines trabécules passant à travers la membrane. Ces communications se voient non seulement entre les diverses cellules d'un même tissu, mais entre des éléments de tissus différents. M. Terletzki (1) a, le premier, décrit ces communications dans l'écorce de la racine du *Struthiopteris germanica*.

Il n'est pas dans mon intention de refaire ici l'historique de la question; le lecteur pourra le constituer entièrement avec les mémoires de M. Klebs (2) et de M. Kienitz-Gerloff (3), qui contiennent, par ordre de date, les indications bibliogra-

(1) Terletzki, *loc. cit.*, p. 471.

(2) Klebs, *Botan. Zeitung*, 1884, p. 443.

(3) Kienitz-Gerloff, *Die Protoplasmaverbindungen zwischen benachbarten Gewebeselementen in d. Pflanze* (*Bot. Zeit.*, 1891, p. 1).

phiques relatives aux divers mémoires (Thuret et Bornet, 1878; Frommann, 1879-84; Tangl, 1880; Gardiner, 1882; Hilhouse, 1883-84; Russow, 1883; Schaarschmidt 1884; Terletzki, 1884, Olivier, 1885; Klein, 1888; Overton, 1889; Haberlandt, 1890; etc.); je ferai seulement remarquer que l'idée des communications protoplasmiques est presque aussi ancienne dans la science que celle de la structure cellulaire; car Bernhardt (*Beobachtungen über Pflanzengefässe*, Erfurt 1805), dit en propres termes. « Nous devons nous demander si les cellules sont en communication les unes avec les autres et quelle est la nature de cette communication. Beaucoup d'observateurs semblent croire qu'en certaines places, la paroi cellulaire manquant complètement, les contenus peuvent passer d'une cellule à une autre; mais dans l'immense majorité des cas, il n'en est certainement pas ainsi. Force nous est donc d'admettre, ou bien que les points sombres observés par Mirbel sur la paroi correspondent à ces ouvertures, ou bien, que leur ténuité excessive ne permet pas de les apercevoir, même avec les plus forts grossissements. La première hypothèse est la moins vraisemblable..... » Mais ceci n'est qu'une induction, et la priorité d'observation du fait de perforation des membranes par le protoplasma paraît revenir à Hofmeister, ainsi qu'il résulte de notes manuscrites de cet observateur mentionnées par M. Zimmermann. A une date indéterminée, mais certainement antérieure aux travaux de M. Tangl, Hofmeister aurait, sans réactif aucun, et à l'aide d'instruments notablement plus imparfaits que ceux dont nous disposons, observé des perforations dans les places amincies des parois cellulaires de l'endosperme du *Phytelophas macrocarpa* et du *Raphia tediigera* (1). Ceci soit rappelé sans vouloir enlever à M. Tangl le mérite de son mémoire sur l'endosperme des *Strychnos* et de certains Palmiers (2).

(1) Zimmermann, *Beiträge z. Morphologie u. Physiologie der Pflanzenzelle*, Heft I, p. 4 (Tübingen, 1890).

(2) Eduard Tangl, *Ueber offene Communicationen zwischen den Zellen des*

Je ne m'étendrai pas sur les méthodes de technique permettant de mettre ces communications en évidence, pour lesquelles je renverrai encore le lecteur au beau mémoire de M. Kienitz-Gerloff. Dans plusieurs cas, j'ai pu faire apparaître ces filaments sans gonfler la membrane en colorant par l'éosine le plasma préalablement fixé par l'eau iodée,

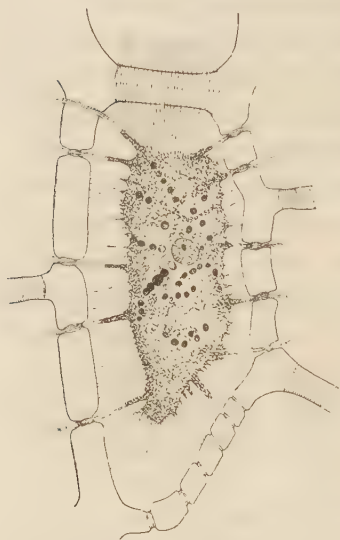


Fig. 25. — *Marattia Brongniartii*. — Vue d'ensemble d'une cellule de l'écorce du pétiole, montrant le contenu cellulaire rétracté et les canalicules traversant la membrane (Gross. 680).

mais la coloration se fait alors avec une extrême lenteur. Il faut laisser les coupes pendant plusieurs jours dans la solution d'éosine, pour que le réactif pénétre. Ce n'est donc pas un moyen d'investigation, mais un procédé de vérification que ces canalicules existent bien normalement, et ne se sont pas produits au cours des manipulations assez brutales auxquelles il faut nécessairement recourir pour en faire une étude complète (fig. 25). Car, ces filaments de communication sont très ténus pour l'ordinaire; les plus gros, observés par M. Kienitz-Gerloff, ne dépassant pas 3μ (*Thuidium*). Après cette Mousse, nous verrons que,

conformément aux faits observés par le précédent auteur dans le *Polypodium vulgare*, c'est dans les Fougères qu'il faut aller chercher les plus gros. Dans la plupart des cas, un grossissement de 500 à 600 fois suffit à les étudier et, dans les cas favorables, un grossissement de 150 à 180 fois suffit à les apercevoir.

Endosperms einiger Samen (Pringsheim's Jahrb., t. XII, 1879-81). De toute façon, c'est à MM. Thuret et Bornet que reviendrait la priorité incontestée de l'observation des perforations dans les Floridées, les *Etudes phycologiques* datant de 1878.

Un des objets se prêtant le mieux à l'étude de ces communications protoplasmiques est l'écorce de la racine de l'Ophioglosse ; elles y sont extrêmement nombreuses, si elles ne sont pas très grosses, et, contrairement à ce qui arrive dans beaucoup de cas, les réactifs colorants les pénètrent avec facilité, et l'on peut étudier sans peine la structure de la membrane et le mode de répartition de ces canalicules.

M. Baranetzki (1) a fait, le premier, une étude approfondie du mode d'épaississement des parois des éléments parenchymateux ; il a montré que dans la membrane primitive de composition chimique inconnue, mais non cellulosique, la cellulose apparaît non pas comme un dépôt homogène imprégnant uniformément la paroi, mais sous forme de cordons séparés, se croisant de manière à constituer un réseau à mailles plus ou moins étroites. Ces travées cellulosiques ne sont pas situées dans un même plan, mais superposées en nombre d'autant plus grand que la membrane est plus épaisse. D'une manière générale les mailles du réseau portent le nom de *punctuations* (2).



Fig. 26. — *Ophioglossum vulgatum*. — Racine, portion de cloison longitudinale d'une cellule de l'écorce montrant, vue de face, la répartition des communications protoplasmiques (Gross. 560).

(1) Baranetzki, *Épaississement des parois des éléments parenchymateux* (Ann. d. Sc. nat., VII^e série. Botanique, t. IV, 1886).

(2) Ce terme a une valeur toute relative, qu'il conviendrait peut-être de fixer suivant les cas. Ce qui est ponctuation, c'est-à-dire place mince dans une membrane d'épaisseur donnée, comporte d'autres places plus minces par rapport auxquelles les premières sont en saillie. L'étendue et la forme de ces punctuations sont fort variables : les plus petites, à contour circulaire, elliptique ou légèrement réniforme, dans le fond desquelles les plus forts grossissements ne laissent pas apercevoir de réseau, pourraient être dites *punctuations isolées* ; l'assemblage de plusieurs de ces punctuations venant à se toucher sans se fusionner constituerait une *punctuation agrégée*. Vue à plat, une semblable ponctuation montre un fond sillonné de raies plus ou moins larges, dont chacune correspond à une des travées cellulosiques précédemment mentionnées.

M. Kienitz-Gerloff (1) a repris les observations de M. Baranetzki sur la structure et le mode d'épaississement de la membrane. En traitant les coupes (préalablement débarrassées de leur protoplasma par l'eau de Javel) par le chloroiodure de zinc, ou mieux par l'acide acétique à 1/2 p. 100, puis par le bleu de méthylène, on colore très facilement les filaments cellulosiques. C'est par ces procédés que

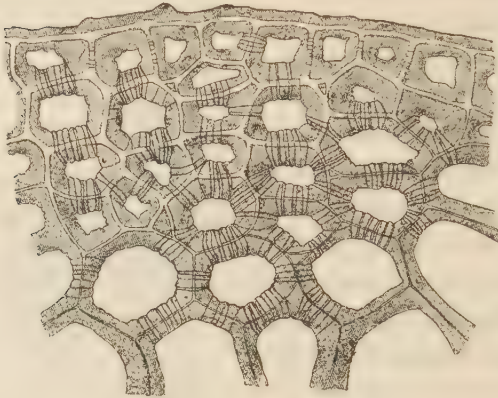


Fig. 27. — *Asplenium prolongatum*. — Pétiole; communications protoplasmiques entre les cellules de l'écorce externe (Gross. 550).

M. Kienitz-Gerloff a étudié les punctuations dans les membranes du Gui. Dans cette plante, où M. Baranetzki n'avait signalé que des pores isolés, cet auteur a décrit des punctuations agrégées; et, de ce fait qu'au point où deux travées cellulosiques se joignent, on n'observe pas

une coloration plus intense, comme cela devrait être si ces travées étaient superposées, il conclut, contrairement à ce qu'avait dit M. Baranetzki, qu'elles sont dans le même plan, et que leur dépôt au lieu d'être successif est simultané. Le but de M. Kienitz-Gerloff, en étudiant la membrane, est évidemment de préciser l'emplacement des perforations dans les punctuations. Ces perforations peuvent-elles être vues de face? Voici ce qu'il dit à ce propos : « Si la lamelle moyenne, qui constitue la partie non épaissie de la membrane formant le fond de la punctuation, se colorait avec le chloroiodure de

C'est bien à dessein que je n'emploie pas ici le terme de punctuation simple (*einfacher Tüpfel*), qui doit être réservé pour être opposé à punctuation aréolée (*Hoftüpfel*).

(1) *Loc. cit.*, p. 33.

zinc, les ouvertures apparaîtraient en clair sur le fond bleu général; mais, comme ce n'est pas le cas, l'ouverture n'est pas distincte, quand on regarde la membrane de face. » Sur les coupes transversales de ponctuations, l'emplacement des trous dans la membrane ne peut être déterminé que d'une façon indirecte, ainsi qu'il résulte du passage suivant (p. 36 et 37) : « Sur des coupes de *Viscum* débarrassées de leur contenu et colorées par le bleu de méthylène, on voit que la lamelle moyenne se colore plus fortement que le reste; il n'en est pas ainsi quand on emploie le bleu d'Hoffmann. Sur de semblables préparations, les ponctuations, à l'exception des travées cellulosiques, ont leur membrane basilaire incolore. C'est pour moi une preuve de l'ouverture des pores isolés ou agrégés, attendu, que, dans les vaisseaux ponctués (*Tüpfeltracheiden*) le fond de la ponctuation se colore en bleu plus ou moins intense. Sur des coupes minces légèrement gonflées par l'acide acétique à 1,5 p. 100, les ponctuations agrégées présentent une alternance de places plus épaisses et plus minces. Ces places minces se laissent elles-mêmes décomposer en une série de places plus épaisses et plus minces, dont le passage de l'une à l'autre se fait d'une façon insensible. Ces places plus épaisses me paraissent correspondre à la section transversale des travées cellulosiques, encore qu'elles soient, dans la plupart des cas, beaucoup moins larges lorsqu'on les regarde de face; différence tenant peut-être à ce fait que la partie axile de la travée se colore beaucoup plus fortement que les parties latérales atténuées, lesquelles, vues de face, ne sont guère distinctes... Ces places minces me paraissent être des ouvertures dans la membrane. »

En somme, la perforation de la membrane ne peut pas être mise directement en évidence dans des cellules débarrassées de leur plasma, et on ne peut distinguer le très fin canal ménagé dans le fond d'une ponctuation.

S'il était possible d'enlever tout le protoplasme des cellules en ne laissant subsister que les filaments inclus dans

les membranes, on pourrait arriver sans peine à voir, de face, le mode de répartition de ces filaments; puis, en colorant la cellulose après enlèvement du contenu des canalicules, à voir les rapports de ces canalicules avec les travées cellulosiques. C'est ce que j'ai cherché à faire avec divers tissus, en particulier avec l'écorce de la racine de l'Ophio-glosse. On coupe la racine en fragments de 1^{cm} environ, que l'on met dans une solution iodo-iodurée (iode 1 gr.; iodure de potassium 2 gr.; eau 300 gr.). On favorise la pénétration du réactif en mettant le flacon contenant le fragment de racine en relation avec une trompe à eau; la fixation est ainsi obtenue rapidement, et les tissus conservent assez de fermeté pour qu'on les coupe sans peine. Les sections, qui doivent être aussi minces que possible, sont lavées rapidement à l'eau. En contractant alors brusquement le plasma par un des moyens indiqués par M. Kienitz-Gerloff (acide sulfurique, chlorure de zinc, etc.), on peut séparer le corps cellulaire des filaments perçant la membrane; la majeure partie des cellules se vidant au passage des coupes dans l'eau, il ne reste plus que les filets engagés dans les cloisons, où, après coloration (1), ils sont très faciles à observer, et donnent des figures de la plus grande élégance (fig. 26, 28). Ce qui frappe d'abord, quand on examine une coupe longitudinale de racine ainsi traitée, c'est le grand nombre des communications sur les faces supérieures et inférieures des cellules, dont les parois sont comme hachées de stries colorées, si rapprochées qu'à un faible grossissement ces parois semblent uniformément teintées, contrastant ainsi avec les faces longitudinales, en grande partie incolores. Un grossissement de 600 à 800 fois permet de voir que la coupe de ces faces terminales présente une alternance de places épaisses et de places plus minces, particularité qui

(1) Beaucoup de couleurs d'aniline sont applicables en pareil cas; je citerai par exemple le brun acide de Poirrier, différents violets de méthyle, le vert brillant cristallisé extra et la crocène 9 B de la Manufacture Lyonnaise des matières colorantes. Ces couleurs m'ont été gracieusement fournies par la maison Poulenc.

pourrait cependant échapper à un examen superficiel, car le fait de gonfler les membranes a changé leur réfringence et la membrane paraît avoir dans toute son étendue une épaisseur correspondant exactement à la longueur des filets protoplasmiques qui y sont demeurés. D'ailleurs, d'une manière générale, l'aspect des préparations change notablement avec l'état de gonflement des membranes; à ce point que deux préparations du même tissu peuvent être méconnaissables suivant la manière dont elles auront été faites. Lorsque les membranes sont épaisses, l'action ménagée de l'acide sulfurique convenablement étendu a pour effet de gonfler la paroi juste assez pour que le réactif colorant y pénétre; on voit alors très bien les canalicules protoplasmiques à la fois dans les couches internes et dans la lamelle moyenne. Une action de l'acide plus prolongée, ou l'emploi d'une solution plus concentrée, amène la diffluence des membranes où les canalicules ne sont plus distincts, tandis qu'ils sont très visibles dans la lamelle moyenne notablement dilatée (fig. 27, p. 214). Ce n'est que par tâtonnements qu'on arrivera, dans chaque cas, à déterminer le degré de concentration de l'acide à employer; il y a toujours une concentration minima à laquelle il faut se tenir quand on veut étudier les communications protoplasmiques tout en respectant autant que possible la membrane. Si, dans la racine de l'*Ophioglosse*, on a dilaté la membrane juste assez pour permettre la pénétration du réactif, on a l'aspect correspondant à la figure 29; si, au contraire, le gonflement a été plus énergique, les parties épaisses se dilatant très fortement figurent assez bien le contour d'un 8, en même temps que dans les parties minces les filaments, étirés à la fois suivant leur axe et dans le plan de la membrane, affectent dans leur ensemble la forme d'un tonnelet. Sur les faces longitudinales, on

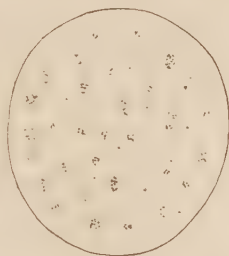


Fig. 28. — *Marattia Bronquiartii*. — Un fond de cellule de l'écorce du pétiole, montrant la répartition des communications protoplasmiques.

voit, çà et là, coupées transversalement, des places minces traversées de même par des filaments protoplasmiques ; à côté, on trouve sans peine les mêmes faces vues à plat et qui apparaissent toutes piquetées de points colorés, correspondant aux coupes transversales optiques de ces filaments (fig. 26, 28). La plupart des cloisons terminales sont fortement obliques, de sorte que les coupes transversales n'en montrent qu'une partie et fort mal ; mais çà et là, on rencontre une face dirigée perpendiculairement à l'axe de la racine et qu'une coupe

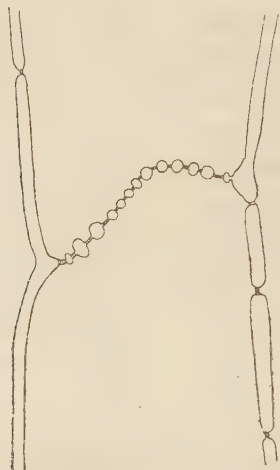


Fig. 29. — Cellule de l'écorce de la racine de l'*Ophioglossum vulgatum* (Gross. 400).

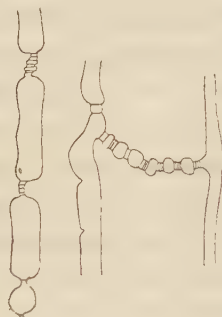


Fig. 30. — Tube criblé de la racine de l'*Ophioglossum vulgatum* ; à gauche, portion de cloison longitudinale d'un autre tube criblé (Gross. 420).

transversale fait voir à plat ; on peut ainsi juger du nombre considérable de filaments protoplasmiques traversant la membrane. Une chose frappe dans l'examen de ces préparations : l'étonnante ressemblance de ces cellules de parenchyme avec les tubes criblés. La comparaison des figures 29 et 30 est fort instructive à cet égard. Quand on s'est rendu compte du mode de distribution des communications protoplasmiques sur une membrane, il est possible d'enlever par l'hypochlorite les dernières traces de plasma et de colo-

rer, par un des moyens indiqués plus haut, le réseau cellulosique (1).

J'ai revu ces communications protoplasmiques dans la racine de l'*Angiopteris erecta* où elles ne sont pas très faciles à mettre en évidence, et dans celles de quelques Fougères (*Lomaria Patersoni*, *Platygyerium alvicorne*, *Polypodium decurrens*, etc.). Il est bien probable qu'on trouverait dans la racine des cas où, faute de pouvoir gonfler les membranes, il est impossible de montrer la communication. M. Kienitz-Gerloff a signalé dans son mémoire un certain nombre de ces cas (*Equisetum*, *Begonia*). C'est sans doute pour une raison de cette nature que M. Terletzki n'a pu voir les communications dans l'écorce de la racine du *Pteris aquilina* (2).

Il est probable d'ailleurs qu'en modifiant la technique, on arriverait à apercevoir ces canalicules dans plusieurs cas où, jusqu'ici, on n'a pu les mettre en évidence. Parmi les plantes dans lesquelles M. Kienitz-Gerloff n'a pu voir les communications, j'ai étudié surtout les *Begonia* et les *Equisetum*. Pour les premiers (auxquels, d'ailleurs, je me suis moins appliqué qu'aux seconds qui se rattachaient directement à mon sujet), je ne suis arrivé à aucun résultat, mais pour les *Equisetum*, j'ai vu la communication de la façon la plus nette (fig. 31). L'épiderme de la feuille des Fougères convient admirablement pour l'étude de ces communications; les parois radiales des cellules sont percées de très nombreux canalicules établissant le passage d'une cellule à une autre, principalement visibles dans les espèces suivantes: *Cyathea medullaris*, *Alsophila hirta*, *Cibotium Schiedei*, *Davallia fœniculacea*, *Nephrolepis*, *Asplenium cultrifolium*, *Lo-*

(1) On pourrait ainsi avoir deux épreuves photographiques du même fond de cellule, la première montrant la distribution des canalicules, la seconde le réseau de cellulose. Toutefois l'action de l'hypochlorite et du chloroiodure fait subir à la membrane de tels gonflements que, dans les photographies que j'ai obtenues, les deux images ne sont plus superposables. Mais il serait peut-être possible, en modifiant la technique, de faire disparaître cet inconvénient.

(2) *Loc. cit.*, p. 448.

maria Patersoni, *Platyserium alcicorne*, *Polypodium decurrens*, *Marattia Brongniartii*, *Angiopteris Durvilleana*, etc. (fig. 32).

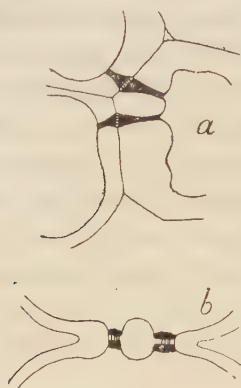


Fig. 31. — *Equisetum hiemale*. — Communications protoplasmiques dans l'écorce de la tige : a, entre l'épiderme et l'assise sous-épidermique ; b, entre deux cellules corticales (Gross. 550).



Fig. 32. — *Polypodium phymatodes*. — Une cellule de l'épiderme de la feuille montrant les communications protoplasmiques (Gross. 550).

Les cellules épidermiques recouvrant les places de terminaison des stèles, dont il sera question plus loin, sont éga-

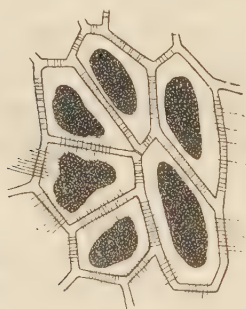


Fig. 33. — *Polypodium phymatodes*. — Epiderme recouvrant une terminaison de stèle dans la feuille. Le contenu des cellules est contracté et l'on voit les filaments restés engagés dans la membrane (Gross. 450).

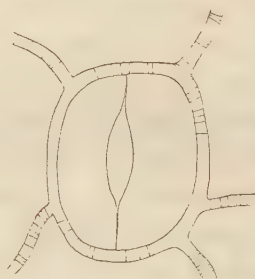


Fig. 34. — *Angiopteris Durvilleana*. — Un stomate avec les communications protoplasmiques (Gross. 450).

lement perforées de très nombreux canalicules (*Polypodium phymatodes*) (fig. 33). Mais je n'ai pu voir ces communica-

tions dans l'épiderme du *Cyrtomium falcatum*, de l'*Acrostichum callæfolium* et du *Fadyenia prolifera*, etc. Je crois, malgré tout, qu'on réussirait dans cette recherche comme j'ai réussi, dans quelques cas, à voir la communication entre les cellules stomatiques et les cellules épidermiques voisines. Jamais je n'ai pu parvenir à montrer les canalicules des cellules stomatiques dans toute l'étendue d'un lambeau d'épiderme : seulement sur les bords de ce lambeau dans les parties les plus attaquées par l'acide, j'ai vu à maintes reprises de très fins bâtonnets colorés restés engagés dans la membrane : la violence de l'attaque par le réactif ayant amené la rupture des communications entre la masse protoplasmique de la cellule de l'ostiole d'une part, la masse protoplasmique de la cellule annexe d'autre part. J'ai observé ces faits dans le *Marattia Brongniartii*, dans l'*Angiopteris Durvilleana* (fig. 34) et l'*Asplenium cultrifolium*.

J'ai insisté plus haut, après M. Kienitz-Gerloff, sur la nécessité de fixer les matériaux où l'on veut mettre en évidence les communications protoplasmiques. Mais si l'on se rappelle ce que nous avons dit précédemment sur la résistance à la sécheresse des feuilles de Fougères, on en conclura, je pense, que si une plante desséchée pendant des mois peut entrer en végétation après avoir été humectée suffisamment, c'est bien que la dessiccation n'a pas détruit ces filaments délicats passant d'une cellule à l'autre, et, qu'en conséquence, on doit pouvoir les retrouver sur la plante sèche. C'est ce que j'ai cherché à faire avec plusieurs *Polypodium* conservés en herbier depuis longtemps, et le résultat, qui n'a d'ailleurs rien de bien inattendu, a été ce que je pensais : les plantes mises dans l'eau pendant quelques heures se sont gonflées et le traitement habituel a permis de voir les canalicules. Maintenant, y a-t-il une relation entre la taille des canalicules, la facilité avec laquelle on les peut mettre en évidence et la résistance de la plante à la sécheresse ? C'est ce qui reste à déterminer. Lorsqu'une plante est en voie de dépérissement, ces communications res-

tent bien longtemps visibles, aussi longtemps peut-être que les cellules sont unies entre elles. Dans des morceaux de feuille de *Platygerium* et autres Fougères ne formant pas d'oxalate de calcium, et que j'avais conservés dans l'air humide pour voir si leur dépérissement serait accompagné de formation d'oxalate tertiaire (voir plus loin), j'ai retrouvé les communications après destruction complète de la chlorophylle.

L'origine et le mode de développement des communications ne sont pas encore connus. M. Russow (1) a, le premier, émis cette opinion qu'elles représentent les restes des filaments protoplasmiques reliant les deux noyaux à la phase du tonnelet, et autour desquels la membrane s'est accrue plus ou moins en les respectant.

M. Kienitz-Gerloff a cherché à montrer le bien fondé de cette manière de voir. Pour cela, il s'est adressé au Gui (*Viscum album*) dont les noyaux très gros se prêtent facilement à l'observation des phénomènes de caryokynèse. Dès que les anses chromatiques, réunies de manière à constituer ce qu'on a appelé la *plaque équatoriale*, se sont dédoublées en deux groupes qui se dirigent vers chacun des pôles, on voit des filaments apparaître dans l'espace libre entre les deux futurs noyaux, filaments qui paraissent bien une émanation du protoplasme cellulaire, lequel, primitivement granuleux, prendrait une structure striée... « Ces filaments, extrêmement nombreux, n'ont pas la moindre ressemblance avec les communications protoplasmiques dont ils se distinguent encore par leur résistance à la coloration. C'est alors, que l'ensemble des filaments et des deux noyaux affecte la forme d'un tonnelet. Bientôt, les deux noyaux marchant à la rencontre l'un de l'autre, ce tonnelet s'aplatit et prend la forme d'une lentille biconvexe dont les deux bords arri-

(1) *Ueber den Zusammenhang der Protoplasma Körper benachbarter Zellen.* Sitzber. d. Dorpater Naturf. Gesellsch., septembre 1883. Je ne connais ce mémoire que par une analyse du *Botan. Centralblatt* et la mention qu'en fait M. Kienitz-Gerloff.

vent à toucher les deux membranes cellulaires que la nouvelle cloison réunira.

A la phase du tonnelet, les filaments présentent dans leur partie moyenne des nodosités dont l'ensemble constitue ce qu'on a appelé la *plaque cellulaire*. Comme on sait, c'est à ce niveau que se formera la membrane, mais ces nodosités, de même que les filaments, ne tardent pas à disparaître ; du moins, l'auteur n'a pu les mettre en évidence dans la membrane albuminoïde primitive, de part et d'autre de laquelle on ne voit bientôt plus qu'un protoplasma granuleux, et c'est bien plus tard seulement que, gonflant la membrane, par un des moyens indiqués plus haut, on peut la voir traversée par des filets se colorant comme le protoplasma ou les matières albuminoïdes. Ainsi, malgré tous ses efforts, M. Kienitz-Gerloff n'a pu arriver à montrer que les communications qu'on observe dans les membranes complètement développées sont les restes des filaments protoplasmiques reliant les deux noyaux à la phase du tonnelet.

On est, dans cette recherche, arrêté par une double difficulté, celle de gonfler la membrane primitive, et celle de colorer les filaments.

Si les communications protoplasmiques étaient les restes des filaments du tonnelet, et que le nombre de ceux-ci fût précisément égal à celui des anses chromatiques, comme l'admet M. Van Tieghem (1), la confirmation indirecte des vues théoriques de M. Russow serait relativement facile. Il n'y aurait qu'à compter les anses dans le noyau en voie de division, puis, par le procédé que j'indique plus haut, sur un fond de cellule convenablement choisie, le nombre de canalicules traversant la membrane. Si le nombre de ces canalicules était au plus égal à celui des anses chromatiques, cela porterait bien à croire que les communications sont en réalité les restes des filaments du tonnelet. Inversement, le nombre des ouvertures dans la paroi pour-

(1) *Traité de Botanique*, 2^e édition, p. 487.

rait servir à déterminer le nombre des anses chromatiques dans les cas où, comme dans les Cryptogames vasculaires, la numération directe est impossible.

Malheureusement, le nombre des anses n'est pas du tout égal à celui des filaments. Plusieurs observations de M. Guignard, en particulier, contredisent cette opinion (1). D'après cet observateur, les filaments du tonnelet se composent de deux systèmes distincts : un premier, qu'il désigne sous le nom de filaments principaux, et dont le nombre est précisément égal à celui des anses chromatiques ; un deuxième, formé après la division de la plaque nucléaire, un peu plus tard, et qui comprend un nombre de filaments beaucoup plus considérable. En somme, chaque filament principal est le centre d'un système secondaire de filaments connectifs. Mais nous ignorons complètement, d'une part, s'il y a un rapport constant entre le nombre total des filaments et le nombre des anses chromatiques, et, d'autre part, les relations des filaments accompagnant la caryokynèse avec les communications qu'on observe entre les cellules adultes.

Dans les organes végétatifs des Fougères, Marattiacées, Ophioglossées, Équisétacées, le nombre des anses chromatiques de chaque noyau est considérable. Si l'on rapprochait ce fait de l'extrême fréquence des communications protoplasmiques chez ces plantes, on serait, peut-être, tenté d'y voir, à défaut de preuve directe, une probabilité en faveur de l'exactitude des vues de M. Russow (2).

2° *Cristalloïdes*. — Pendant longtemps la présence de

(1) Guignard, *Nouvelles études sur la fécondation*, p. 185.

(2) Je me propose de revenir ultérieurement sur le cas particulier des communications protoplasmiques entre les laticifères et les autres cellules. Étant donné le mode de répartition tout à fait spécial de ces communications, il n'est pas impossible de concilier les idées de M. Russow avec ce que nous savons de l'origine des laticifères d'après les travaux de MM. Schmalhausen, Schullerus et Chauveaud. Bien que je n'aie pu parvenir à suivre les filaments protoplasmiques depuis le phase du tonnelet jusqu'à la cellule adulte, il ne me paraît pas possible d'admettre pour les communications une explication différente de celle proposée par M. Russow.

cristalloïdes dans les noyaux des plantes vasculaires avait été considérée comme un fait exceptionnel (1).

Chez les Fougères, M. G. Kraus les avait signalés dans la feuille du *Polypodium ircoïdes* (2); mais c'était la seule observation connue, quand M. Zimmermann est venu montrer que non seulement ces productions n'étaient pas rares chez les Fougères, mais qu'elles étaient développées dans un grand nombre de Monocotylédones et de Dicotylédones (3).

Une des plus grandes difficultés de cette recherche résulte évidemment de ce que, dans les cellules, les grains de chlorophylle cachent souvent le noyau, et que, d'autre part, il est difficile de décider si la masse plus réfringente qu'on aperçoit à l'intérieur de ce noyau est un nucléole ou un cristalloïde. M. Zimmermann, ayant observé que la fuchsine acide a une élection très marquée sur ces cristalloïdes et ne colore pas les nucléoles, a utilisé cette propriété pour rechercher ces formations (4).

Par ce procédé, l'auteur les a trouvées dans dix-neuf

(1) Le lecteur trouvera l'indication des travaux relatifs à cette question dans : Zimmermann, *Morphologie u. Physiologie d. Pflanzenzelle* (in Schenk : *Handbuch d. Botanik*).

(2) *Jahrb. f. Wiss. Botanik.*, t. VIII, p. 426.

(3) *Beiträge z. Morphologie u. Physiologie d. Pflanzenzelle*. I et II.

(4) Voici la méthode qu'il indique. Les éléments, préalablement fixés par l'alcool absolu et le sublimé, sont débarrassés de ce dernier réactif par un lavage prolongé à l'eau, et par un passage dans une solution hydro-alcoolique d'iode. — Les coupes sont colorées au moyen d'une solution formée de : Eau d'aniline 100^{cc}, fuchsine acide 20 grammes ; laisser en contact de deux à cinq minutes et porter dans une solution hydro-alcoolique concentrée d'acide picrique où les coupes se décolorent, les cristalloïdes conservant seuls la teinte rouge. Passer dans l'alcool absolu, le xylol et monter dans le baume. — Le lecteur trouvera dans le mémoire de M. Zimmermann (*loc. cit.*, p. 12) des renseignements complémentaires. Cette méthode donne d'excellents résultats ; mais il m'a semblé qu'on pouvait sans inconvénient abaisser beaucoup le titre de la solution de fuchsine. Les observations de l'auteur ont constamment porté sur des matériaux fixés ; les miennes ont presque toujours été faites sur des plantes fraîches, auquel cas la solution iodo-iodurée (iode 1 gr., iodure de potassium 3 gr., eau 300) peut servir à la fois de réactif fixateur et de colorant. On obtient ainsi presque instantanément des préparations très favorables à l'étude des formes cristallines.

Polypodiacées, le *Ceratopteris*, une Schizéacée, et une Cyathéacée. J'ai eu occasion d'examiner environ 60 espèces,

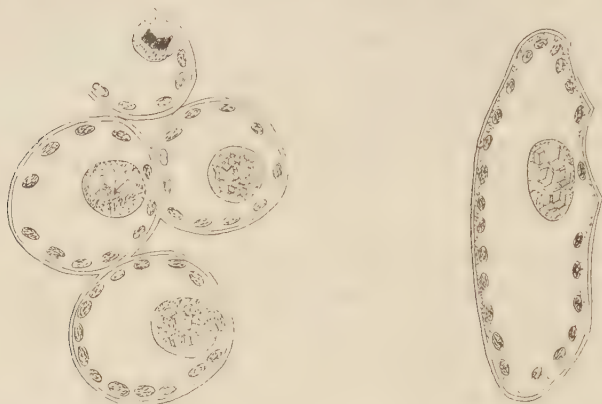


Fig. 35. — *Polypodium venosum*. — Cristalloïdes intranucléaires dans les cellules de l'écorce de la feuille (Gross. 550).

appartenant surtout aux Polypodiacées et aux Cyathéacées, et mes résultats concordent sur presque tous les points avec ceux du savant botaniste de Tübingen.



Fig. 36. — Cristalloïdes intranucléaires dans la feuille des Fougères. — *a*, *Polypodium appendiculatum*; *b*, *Polypodium loriceum*; *c*, *Acrostichum flagelliferum*; *d*¹ *d*² *d*³, *Dicksonia adiantoides* (Gross. 550).

1° La forme exacte des cristal-
loïdes est très difficile à déterminer;
aussi bien M. Zimmermann a-t-il
fait des réserves à cet égard. Selon
lui, ils se rapporteraient au sys-
tème cubique, ou au système hexa-
gonal : ce seraient des octaèdres ré-
guliers, des cubes ou des dodécaè-
dres rhomboïdaux. A mon avis, une
des formes les plus fréquentes, pour
ne pas dire de beaucoup la plus
répandue, est celle du cube, et,
dans beaucoup de cas où l'on croit
voir un prisme hexagonal, on a

affaire en réalité à un cube vu par son axe ternaire
(*Polyp. loriceum*, fig. 36 *b*, *Polyp. venosum*, fig. 35, etc.).

Dans l'épiderme inférieur de l'*Acrostichum flagelliferum*, ces cristalloïdes ne sont certainement pas des cubes. On peut les rapporter soit au système orthorhombique, soit, plutôt, au système monoclinique, et, dans ce cas, les faces du prisme seraient terminées par des clinodomes de façon à simuler un octaèdre par suite du raccourcissement des faces *m*: quant aux octaèdres véritables, je ne les ai jamais vus. La forme du prisme droit à base carrée n'est pas très fréquente (*Polyp. appendiculatum*, fig. 36, *a*). D'ailleurs il convient de faire remarquer, avec M. Zimmermann, que, si la substance qui constitue ces inclusions intranucléaires affecte parfois des formes géométriques, il est beaucoup de cas où ces *cristalloïdes* ont des formes très mal définies. Les figures 36, d_1 , d_2 , d_3 , que nous donnons ci-contre et qui sont empruntées au *Dicksonia adiantoides*, montrent qu'on peut trouver tous les passages entre les cubes et les formes les plus irrégulières; dans la même plante, dans le même tissu, on trouve dans un noyau un seul cristalloïde bien défini et dans un autre des trainées fort élégantes de très petits corps d_3 dont la forme est bien difficile à définir. Ce sont là des cas extrêmes, qui sont réunis par une série d'intermédiaires. L'ensemble des figures 35, 36 et 37 montre les variations de *taille* que l'on peut observer: tantôt le noyau ne renferme qu'un seul cristalloïde (parfois très gros), tantôt il contient un amas qui arrive à le combler entièrement.

2° Ces cristalloïdes ont-ils une action sur la lumière polarisée? Je laisse de côté les cubes qui, par leur forme même, ne peuvent rien nous apprendre à cet égard. Quant aux formes prismatiques ou dérivées de prismes, je les ai étudiées à plusieurs reprises sur des cristalloïdes relativement très gros; ils ont toujours paru obscurs entre les nicols croisés: mais, de là, il ne faudrait peut-être pas nécessairement conclure à l'inactivité de la substance cristalline. Le résultat négatif tient peut-être seulement à la petitesse des cristaux, car il y a certains corps, le quartz par exemple, dont la biréfringence est assez faible pour n'être appréciable

que sur des cristaux assez gros, et il se pourrait très en qu'il en fût de même pour nos cristalloïdes.

3° Dans l'état actuel de nos connaissances, la nature chimique de ces cristalloïdes me paraît impossible à déterminer.

4° Quant à leur répartition, elle est fort irrégulière. On peut les trouver, comme l'a déjà noté M. Zimmermann, dans toutes les régions de la feuille (*Polyp. leiorhizon*, *Asp. macrophyllum*, etc.); mais ailleurs ils sont localisés dans un tissu déterminé, dans l'épiderme par exemple (*Asplenium celtidifolium*) ou dans le parenchyme (*Polyp. venosum*), ou seulement dans une partie déterminée de celui-ci (parenchyme spongieux). Quand ils sont répandus dans toutes les régions, il



Fig. 37. — *Cyrtomium falcatum*. — Écorce de la feuille jeune; cristalloïdes intra et extra-nucléaires (Gross. 550).

semble que ceux de l'épiderme aient une forme, ceux du parenchyme une autre, ou du moins que dans les deux régions la taille moyenne soit différente; mais on n'observe rien de bien net à cet égard.

A côté de ces cristalloïdes intranucléaires, on en trouve d'autres dans le suc même de la cellule; mais, d'après M. Zimmermann, ces deux formes s'excluent l'une l'autre, c'est-à-dire que jamais on ne trouve dans la même cellule des

cristalloïdes dans le noyau, et à côté des cristalloïdes extranucléaires. S'il en est ainsi dans le *Polypodium ireoides*, toutes les espèces ne se comportent pas de même. Dans la feuille adulte du *Cyrtomium falcatum*, on trouve dans le parenchyme spongieux, en dehors du noyau et dans son voisinage, des cristalloïdes plus ou moins anguleux, quelquefois allongés ou même sphériques. Mais dans la feuille jeune (fig. 37) la même cellule montre réunis des cristalloïdes extranucléaires arrondis, isolés ou associés, quelquefois très gros, et des cristalloïdes intranucléaires en nombre variable,

à formes régulières ou mal définies. D'autre part, dans la feuille jeune du *Blechnum brasiliense* où M. Zimmermann ne signale à l'état adulte que des cristalloïdes extranucléaires, je ne trouve que des cristalloïdes renfermés dans le noyau (1).

3° *Oxalate de calcium*. — M. de Bary considérait en 1877 (2) l'oxalate de calcium comme une formation exceptionnelle dans les Fougères; il en signale cependant la présence dans les cellules épidermiques de l'*Asplenium Nidus* et les cellules scléreuses des Cyathéacées.

En 1884, M. Terletzki, dans sa monographie anatomique du *Pteris aquilina*, signale la présence, dans le pétiole de cette plante, de cristaux d'oxalate de calcium (3).

En 1886, M. Lachmann (4), à propos des cellules cristalligènes du *Davallia Mooreana*, remarquait que l'oxalate de calcium faisait presque complètement défaut aux Cryptogames vasculaires. La même année, M. Gæbeler (5) indiquait la présence de ce sel dans les écailles de certaines Fougères, mais sans insister autrement sur son degré de fréquence dans ce groupe. En 1889, M. Axel Vinge (6) signale 18 espèces de Fougères oxalifères: *Pteris laciniata* Willd., *Nephrodium relu-*

(1) M. Zimmermann (*Ueber bisher nicht beobachtete Inholdskörper des Assimilationsgewebes*, Beitr. z. Morphologie u. Physiologie d. Pflanzenzelle, I, p. 38) a appelé l'attention sur des sortes de granules en apparence albuminoïdes, le plus souvent arrondis, quelquefois en forme de virgule et qui se rencontrent en plus ou moins grande abondance dans les cellules à chlorophylle d'un certain nombre de Fougères. J'ai revu ces productions dans beaucoup d'espèces: *Dicksonia adiantoides*, *Alsophila excelsa*, *Davallia platyphylla*, *Balanium antarcticum*, etc. Il me paraît difficile d'établir une démarcation bien nette entre les cristalloïdes extra-nucléaires sphériques et ces granules. D'autre part il resterait à démontrer que les « granulations albuminoïdes » des tubes criblés ne sont pas identiques avec celles-ci ?

(2) Vergl. *Anatomie*, p. 148.

(3) Terletzki, *loc. cit.*, p. 491.

(4) *Bull. Soc. Bot. de Lyon*, 1886.

(5) Gæbeler, *Die Schutzvorrichtungen am Stammscheitel der Farne*, Flora, 1886.

(6) Axel Vinge, *Bidrag til Kannedomen om ormbunkarnes bladbyggnad*. Lund, 1889. Cité par M. Kohl, in *Kalksalze*, etc.

tinum, 10 *Asplenium*, 2 *Aspidium*, et 3 *Davallia*), tout en constatant la rareté de ce sel chez les plantes de cet ordre. A peu près à la même date (1889) M. Kohl publiait son étude sur les substances minérales des végétaux (1), où il mentionne que, sur une trentaine d'espèces dans lesquelles il a cherché l'oxalate de calcium, trois seulement (*Aspidium violascens*, *Lomaria gibba*, *Microlepia hirta*) le lui ont montré en abondance; dans une dizaine d'autres, il l'a trouvé en petite quantité. Il en conclut que les Fougères ne sont pas si pauvres en oxalate de calcium que le dit M. de Bary; même que certains genres (*Aspidium*, *Asplenium*) peuvent en avoir un peu dans toutes leurs espèces. D'ailleurs, ce savant ne s'étonne pas de voir les Fougères pauvres en oxalate, étant données d'une part leur faculté d'assimilation sous une intensité lumineuse très faible, et d'autre part leur préférence pour les terrains siliceux. Enfin l'année dernière même (1892), M. Giesenhagen (2), dans son étude si intéressante sur l'*Asplenium obtusifolium* var. *aquatica*, après avoir constaté la présence d'oxalate de calcium sous forme de fines aiguilles dans les deux épidermes de cette plante, ajoute que ce sel n'est pas très fréquent chez les Fougères (3).

(1) Friedrich Georg Kohl, *Anatomisch-physiologische Untersuchung der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze*, Marburg, 1889.

(2) Giesenhagen, *Ueber hygrophile Farne*, Flora, 1892.

(3) Dans son mémoire sur l'oxalate de calcium (*Ueber Kalkoxalatbildung in d. Laubblättern*, Bot. Zeit., 1888), M. Schimper distingue trois sortes d'oxalate : l'oxalate primaire qui se montre dès le début de la croissance; l'oxalate secondaire dont la formation est toujours consécutive de l'apparition de la chlorophylle, à l'activité de laquelle elle est liée; enfin l'oxalate tertiaire, beaucoup moins intéressant que les deux premiers, puisque sa formation est un phénomène morbide précédant d'ordinaire la mort du tissu où il se dépose. — Il ne sera question ici que de l'oxalate secondaire. Maintenant, les plantes qui ne forment pas d'oxalate secondaire peuvent-elles produire de l'oxalate au moment de leur mort? Je ne le crois pas. J'ai abandonné sous des cloches, dans l'air humide, des feuilles de diverses Fougères (*Platyterium alciorne*, *Asp. varians*, etc.), ne formant pas d'oxalate au cours naturel de leur végétation. Au bout de plusieurs semaines, les feuilles sont devenues complètement jaunes, mais alors pas plus qu'auparavant je n'ai trouvé dans les cellules de cristaux caractéristiques du sel qui nous occupe ici. Toutefois, j'estime que la question demande à être reprise.

Pour les Marattiacées, M. Monteverde (1) a reconnu que les cristaux des *Angiopteris*, rapportés par M. Hansen (2) au sulfate de calcium, sont en réalité de l'oxalate (fig. 38), détermination que nous avons eu, M. Belzung et moi, l'occasion de vérifier dans un travail antérieur (3). Les cristaux des Ophioglossées ne paraissent pas avoir été signalés avant le présent mémoire.

Au cours de mes recherches sur les Cryptogames vasculaires, j'ai examiné plus de 500 espèces de Fougères, et



Fig. 38. — *Angiopteris evecta*. — Cristaux d'oxalate de calcium du pétiole.

noté dans tous les cas la présence ou l'absence d'oxalate de calcium. De ces observations, il résulte que si ce sel paraît manquer à quelques genres, s'il existe chez d'autres en petite quantité, il est très abondant dans certaines espèces. Dans beaucoup de ces plantes, les cristaux sont gros, nettement apparents, mais ailleurs, on voit prédominer les formes microcristallines, et c'est là probablement la raison qui les a fait méconnaître dans bien des cas où leur présence n'est pas douteuse.

Les cristaux d'oxalate de calcium se rapportent tantôt au

(1) Monteverde, *Sur la présence des oxalates de calcium et de magnésium dans les végétaux*, Saint-Petersbourg, 1888 (en russe).

(2) Hansen, *Ueber Sphærokrystalle* (*Arb. d. bot. Instituts zu Würzburg*).

(3) Belzung et G. Poirault, *Sur les sels de l'Angiopteris evecta* (*Journal de Botanique*, 1892).

système quadratique, tantôt au système monoclinique. La plupart des traités classiques indiquent que ces deux formes correspondent à deux milieux de cristallisation différents, les formes monocliniques se présentant dans les sucres cellulaires épaissis par des substances gommeuses, les formes quadratiques se montrant, au contraire, dans les sucres cellulaires plus fluides. Il faudrait ajouter que l'acidité du liquide où se fait la précipitation a une influence non moins certaine, un excès d'acide amenant toujours la formation d'oxalate monoclinique, un excès de base favorisant l'apparition des formes quadratiques.

D'ailleurs il ne semble pas que, dans les cellules, ces formes cristallines soient si rigoureusement séparées qu'on le prétend, attendu que, dans son mémoire sur le *Pteris aquilina*, M. Terletzki dit qu'il les a trouvées réunies (1).

L'oxalate monoclinique, de beaucoup le plus fréquent, se présente tantôt sous forme de cristaux prismatiques isolés, tantôt sous celle de druses diversement constituées, tantôt sous celle de sphéroïdes. Dans la même plante, on trouve parfois associés les cristaux isolés et les druses (*Asplenium prolongatum*); les gros cristaux isolés paraissent assez rares (*Acrostichum spicatum* L., *Scolopendrium brasiliense* Kunze, *Gymnogramme aspidioides* Hk. (non Kaulf.), *Drymoglossum carnosum*), et les formes en châtaignes, si fréquentes chez les Phanérogames, plus rares encore (*Aspl. prolongatum*). Les formes dominantes sont les formes raphidiennes, qui se trouvent rassemblées en paquets assez serrés (*Adiantum lunulatum*) à l'une des extrémités de la cellule, ou bien répandues dans toute la cavité cellulaire. Dans bien des cas, on trouve, au milieu de ces cristaux aciculaires, un cristal tabulaire beaucoup plus gros, souvent percé d'un trou en son centre. Ailleurs (*Acrostichum callæfolium*) la cellule paraît entièrement remplie de très petits cristaux tétraédriques (formes hémiedres se rattachant probablement au prisme

(1) Terletzki, *loc. cit.*, p. 491.

simplement oblique). Ils sont en si grand nombre dans la cellule que, sous un faible grossissement, celle-ci semble remplie d'une émulsion grisâtre, et leur taille est parfois si petite qu'on ne distingue bien leur structure qu'à un grossissement de 700 à 800 fois. Ailleurs encore, le même aspect d'émulsion grisâtre remplissant la cellule résulte de l'agglomération de très petits cristaux prismatiques (parenchyme de la tige de *Davallia pentaphylla*, épiderme inférieur de la feuille de *Davallia solida*, etc.).

On peut observer de très beaux sphéroïdes, résultant de la réunion autour d'un point central de cristaux aciculaires d'une extrême ténuité, dans divers *Hemitelia*, l'*Alsophila procera* Kaulf., le *Cibotium Schiedeii* Baker, le *Todea barbara*, l'*Ophioglossum pendulum*, l'*Helminthostachys zeylanica*, etc.). Ces sphéroïdes sont tantôt isolés, tantôt géminés ; la structure radiée y est toujours visible. Ça et là, pour l'ordinaire, le sphéroïde est entaillé de fentes radiales assez fortement accusées, et présente une petite cavité centrale.

En lumière polarisée, ils montrent : les sphéroïdes isolés, la croix noire ; les sphéroïdes géminés, les deux branches d'hyperbole caractéristiques. Parfois (*Helminthostachys*) on ne trouve que des sphéroïdes ; mais ailleurs (*Todea*, *Ophioglossum pendulum*, diverses Cyathacées), la même cellule renferme à la fois des sphéroïdes et des prismes.

Au point de vue de la répartition dans les différents membres et dans les différents tissus, on observe une différence très notable avec les Phanérogames. Chez ces plantes en effet, on distingue, dans la majorité des cas, des cellules oxalifères spéciales, en dehors desquelles les cristaux ne se montrent pas. L'oxalate de chaux des Fougères présente une semblable localisation. Ainsi, par exemple, dans le *Davallia Mooreana*, les gaines scléreuses qui entourent les stèles sont cristalligènes (1) ; il en est de même, d'après M. Walter (2),

(1) P. Lachmann, *Sur la structure du Davallia Mooreana* (Bull. Soc. Bot. de Lyon, 13 avril 1886).

(2) Walter, *loc. cit.*

des cellules périphériques des massifs de scléréides que nous avons signalées dans la tige de divers *Polypodium*, et les plus beaux cristaux d'oxalate que j'aie jamais vus dans les Fougères se trouvent dans les gaines péristéliques de divers *Acrostichum* (*A. sorbifolium*, *variable*, etc.). Mais, dans l'immense majorité des cas, l'oxalate se montre dans toutes les cellules de l'épiderme (à l'exception des cellules stomatiques). Parfois, l'épiderme et tout le tissu cortical de la plante sont remplis de ces cristaux.

Je ne sais si on a signalé la présence de l'oxalate de calcium dans les cellules corticales de la racine des Phanérogames; dans les Fougères riches en oxalate, comme l'*Asplenium zeylanicum*, ce sel se montre dans la racine, moins abondant, sans doute, que dans la tige, et surtout que dans le pétiole; les cristaux sont plus petits et plus rares, mais enfin ils sont très nets dans toute l'écorce jusqu'à l'endoderme. Car, quel que soit le membre considéré, racine, tige ou feuille, il est à noter que les cristaux ne franchissent pas cette couche, et que jamais, même dans les espèces les plus riches, on ne trouve l'oxalate dans le système conducteur.

Dans une note récente, M. le professeur Borodin (1) établit deux catégories d'oxalate, suivant que les dépôts se montrent exclusivement dans des cellules spéciales (*oxalate localisé*), ou, au contraire, qu'ils se rencontrent dans toute l'étendue d'un tissu (*oxalate diffus*). Sur les 913 espèces d'Angiospermes qui composent la flore de Moscou, il n'a trouvé l'oxalate *diffus* que dans 40 espèces (soit 4,4 p. 100), tandis que l'oxalate se trouve *localisé* dans 328 espèces (soit 35,9 p. 100), et que ce sel manque totalement aux 548 espèces restantes, c'est-à-dire à plus de la moitié de la flore (exactement 60 p. 100).

Si l'on compare les caractères de l'oxalate diffus, signalé par M. Borodin, avec ceux que nous venons de donner pour l'oxalate de chaux des Fougères, on est frappé de la ressem-

(1) J. Borodin, *Sur les dépôts diffus d'oxalate de calcium dans les feuilles* (Société des Naturalistes de Saint-Pétersbourg, 1892) (en russe).

blance. Ce sont, comme dans notre cas, des cristaux isolés, des druses, des sphéroïdes, etc.: souvent chaque cellule ne contient qu'un cristal ou bien un amas de cristaux aciculaires. Ces cristaux sont très petits, ce qui fait que dans beaucoup de cas ils ont pu passer inaperçus. Bref, l'oxalate de calcium des Fougères est de l'oxalate diffus (Borodin). Seulement si l'on compare, toutes choses égales, les résultats des recherches de M. Borodin sur la proportion relative des deux formes d'oxalate dans les Phanérogames de la flore de Moscou, avec ceux que nous fournissent les Fougères, on voit que la *proportion relative des deux sortes est inverse, chez les Fougères et les Phanérogames*. Ainsi l'oxalate localisé est beaucoup plus rare, chez les Fougères, que l'oxalate diffus, qui est chez ces plantes la forme la plus habituelle; tandis que cet oxalate diffus, rare chez les Phanérogames, y est remplacé par l'oxalate localisé.

Le savant professeur de Saint-Pétersbourg a montré que, dans un même genre de Phanérogames, toutes les espèces ne contiennent pas nécessairement de l'oxalate diffus. De même, dans les Fougères; et, pour choisir un exemple emprunté à l'un des genres les plus homogènes de la famille des Polypodiacées, le genre *Adiantum*, je dirai que la très grande majorité des espèces ne contiennent pas d'oxalate, mais que, çà et là, on en trouve une cristalligène, et que, dans celle-ci, la forme et la disposition des cristaux sont absolument caractéristiques. L'oxalate diffus des Fougères peut donc avoir, comme celui des Phanérogames, la valeur d'un caractère spécifique.

Dans son mémoire sur l'*Asplenium obtusifolium*, var. *aquatica*, M. Giesenhagen reconnaît implicitement, mais sans la discuter d'ailleurs, la valeur taxinomique de l'oxalate de calcium, car il se fonde sur la présence ou l'absence de cristaux pour distinguer des espèces voisines. C'est, à ma connaissance, la première et unique fois que, chez les Fougères, ce caractère ait été appliqué à la classification. Toutefois, je pense qu'à l'avenir on pourra s'en servir utilement.

Si incomplètes que soient mes observations sur la répartition de ce sel dans la feuille des Fougères, je les résumerai ici.

Mes recherches ont porté sur presque tous les genres de Cyathéacées et de Polypodiacées, et j'ai trouvé des cristaux dans la moitié de ceux que j'ai étudiés. Toutefois, je l'ai dit, il ne faudrait pas conclure de la présence d'oxalate dans quelques espèces, que ce produit se rencontre dans toutes ou même dans la majorité de ces espèces.

CYATHÉACÉES. — *Cyathea*. Sur une vingtaine d'espèces étudiées, je n'ai trouvé d'oxalate que dans les suivantes : *C. quin-dinensis* Karst., *C. Hookeri* Thw., *C. arborea* Sm., *C. serra* W. Les cristaux, qui sont, le plus souvent, des *sphéro-cristaux*, parfois aussi des *prismes* plus ou moins complets, se montrent dans les couches de parenchyme avoisinant l'épiderme supérieur. Cet épiderme supérieur, de même que le parenchyme lacuneux et l'épiderme inférieur, en sont dépourvus.

Le *Diacalpe aspidioides*, le *Sphæropteris barbata* et l'*Hypoderris Brownii* contiennent dans leur parenchyme et dans leur épiderme de très nombreux cristaux tabulaires, mêlés à des *raphides*. Le *Matonia pectinata* ne m'a pas paru renfermer de cristaux. Le *Dicksonia cornuta* Kaulf. montre dans son épiderme inférieur des sphéroïdes isolés ou géminés, comme ceux des *Cyathea*, et l'on retrouve des formes analogues dans le parenchyme foliaire du *Balantium antarcticum*. L'oxalate bien cristallisé, en tables rhomboïdales simples ou maclées, est très abondant dans tout le tissu du limbe du *Dicksonia anthriscifolia*, où les plus beaux cristaux se voient dans l'épiderme supérieur. Ce sel est notablement moins abondant dans le *Dicksonia scabra*, mais il se présente avec des caractères analogues dans le *D. adiantoides*, où il forme des prismes très allongés ; on le retrouve également dans le *D. cicutaria*, mais, là, il est localisé dans le parenchyme vers la face supérieure ; en revanche, il manque à de nombreuses espèces : *D. glaucescens* Hk., *davallioides* R.Br., *pruinata*, *straminea*, etc., de même qu'au *Deparia*

prolifera Hk. — Les différentes sections du genre *Davallia* ne se ressemblent pas au point de vue de l'oxalate de calcium. Sur douze espèces de la section *Humata* inscrites au *Synopsis*, j'en ai examiné dix ; six d'entre elles (*D. heterophylla*, *pectinata*, *pedata*, *pusilla*, *vestita*, *Cumingii*) sont dépourvues d'oxalate ; le *D. angustata* en renferme très peu ; en revanche, les *D. parallela* et *alpina* en contiennent beaucoup, dans leur épiderme, sous forme de très petits cristaux prismatiques. Les *Leucostegia* me sont insuffisamment connus ; je ne trouve d'oxalate ni dans le *L. parvula* Wallich, ni dans le *L. falcinella* Presl. Les *Odontoloma repens* Desv., *triquetra* Baker, *Blumeana* Hk., ne paraissent pas oxalifères. En revanche, les *Eudavallia* sont très riches en cristaux : les formes prédominantes sont les formes microcristallines dont il a été question précédemment (*D. solida* Sw., *polyantha* Hk., *fijiensis* Hk., *pentaphylla* Blume). Je ne trouve pas de cristaux dans le *D. elegans* Sw. Tous les *Microlepia* (*M. speluncæ* (L) Moore, *jamaicensis* Hk., *rhomboidea* Wall., *manillensis*) sont riches en oxalate ; par contre, les *Loroscapha* paraissent extrêmement pauvres. Enfin, parmi les *Stenoloma*, le *St. uncinella* ne m'a pas montré de cristaux, tandis que les *St. aculeata*, *Schlechtendali* et *Odontosoria dumosa* Fée, en contiennent. Les *Cystopteris fragilis* et *bulbifera* renferment l'oxalate de calcium sous forme de *sphéro-cristaux*, comme ceux des *Cyathea*. Je n'ai trouvé d'oxalate dans aucune des espèces de *Lindsaya* examinées (*L. cultrata* Sw., *dubia* Spreng., *scandens* Hk., *Gardneri* Hk., *trapeziformis* Dry., *Lherminieri* Fée, *Kirkii* Hk., *reniformis* Dry., *acutifolia* Desv., *nitens* Blume).

Les *Adiantum*, dont j'ai examiné plus des trois quarts des espèces mentionnées par M. Kühn (1), sont en général assez pauvres en oxalate, mais quelques espèces sont très riches, et la forme cristalline paraît bien constante pour une espèce donnée et varie d'une espèce à l'autre, de même que

(1) Max Kühn, *Uebersicht über die Arten der Gattung Adiantum* (Jahrb. d. Kgl. Bot. Gart. z. Berlin, t. I).

le mode d'assemblage des cristaux. Ceux-ci manquent à l'*Ochropteris pallens*, mais ils sont abondants dans les *Lonchitis* (cristaux prismatiques) ; en revanche, je n'en trouve pas dans les *Hypolepis tenuifolia*, *repens*, *nigrescens*, *Bergiana* et *Helenensis* Fée. Les *Cheilanthes* seraient à revoir, car je n'ai guère étudié que le dixième des espèces, sans trouver de cristaux. Le *Cassebeera triphylla*, les *Onychium*, les *Llavea*, *Pellaea*, et le *Ceratopteris* semblent dépourvus d'oxalate. Ce sel est rare chez les *Blechnum* et *Lomaria* et fait défaut aux *Sadleria* et aux *Doodia* ; par contre, il est abondant dans le *Woodwardia radicans*.

M. Kohl (1) avait tendance à croire que tous les *Asplenium* sont plus ou moins oxalifères ; je suis bien certain qu'il n'en est rien. L'oxalate, très abondant dans le *Neottopteris Nidus*, manque à un nombre considérable d'*Asplenium*, de *Daræa*, d'*Athyrium*, de *Diplazium* ; et puis, çà et là, dans un groupe où ce sel semble faire défaut, on trouve une ou deux espèces qui sont littéralement remplies de cristaux. Ainsi, par exemple, dans le groupe de l'*A. viride* : les *A. viride*, *A. fragile* manquent absolument de cristaux ; l'*A. flabellifolium* en renferme en quantité ; de même, parmi les *Daræa*, les uns : *D. prolongatum*, *Belangeri*, *viviparum* Presl., *multifidum* Brack., etc., sont très riches en oxalate ; les *D. Mannii*, *scandens*, etc., n'en contiennent pas. Les *Aspidium* et les *Nephrodium* montreraient des faits analogues. L'*Actiniopteris radiata* ne paraît pas oxalifère ; il en est de même de nos *Scolopendrium* indigènes, mais les Scolopendres brésiliennes de la section *Antigramme* et le *Sc. rhizophyllum* renferment des cristaux. L'oxalate se trouve en abondance chez les *Oleandra* (au moins chez quelques espèces) et aussi dans le *Fadyenia prolifera*, mais il manque aux *Nephrolepis exaltata*, *pectinata*, et *davallioides*, les seules espèces que j'aie examinées (2).

(1) Kühn, *loc. cit.*, p. 112.

(2) J'ai observé dans la feuille du *Nephrolepis pectinata* de nombreux sphéroïdes, ordinairement très petits, et dont la nature n'est pas encore déterminée avec certitude. On les trouve dans tout le parenchyme de la feuille, mais les plus gros se montrent dans l'épiderme, où ils peuvent parfois atteindre une

Le grand genre *Polypodium* dont j'ai, il est vrai, étudié à peine le quart des espèces (110), paraît extrêmement pauvre en cristaux, sauf dans la section *Dictyopteris*. Sur cinq espèces de *Dictyopteris* que j'ai examinées, trois sont extrêmement riches (*D. tenerifrons* Hk., *Brongniartii* Bory, *dracopterum* Hk.), les deux autres (*D. macrodon* Reinw. et *D. petrophytum* Blume) en paraissent dépourvues. J'ai signalé, après M. Walter l'existence de *Polypodium* à cellules scléreuses cristalligènes, mais il ne semble pas qu'on observe ici ce qu'on voit dans les *Lomariopsis*, où les gros cristaux des sclérites de la tige et du pétiole se résolvent pour ainsi dire dans le limbe en une multitude de très petits cristaux restant dans les cellules scléreuses, ou, au contraire, se répandant

taille assez considérable. On voit alors très bien leur structure radiée, et qu'ils sont entaillés, çà et là, de fentes plus ou moins larges. Ces sphéroïdes se dissolvent rapidement dans l'eau chaude, assez lentement dans l'eau froide. Avec l'acide sulfurique ils donnent les cristaux de gypse caractéristiques. Des essais faits par mon ami M. Belzung, il résulte que l'extract alcoolique de la plante évaporé très lentement à siccité donne des sphéroïdes qui, chauffés sur une lame de platine au feu réducteur, dégagent l'odeur caractéristique de l'acide succinique. D'autre part, le résidu de la calcination dissous et traité par le réactif molybdique, donne le précipité connu de phosphomolybdate d'ammoniaque (précipité jaune). Or des essais antérieurs (1), ont montré que l'acide malique existait dans certains sucres cellulaires en combinaison avec le calcium; que, d'autre part (2), l'acide malique pouvait s'associer au phosphate de calcium pour donner un malophosphate. Nous devons donc présumer (car la difficulté d'obtenir le sel pur ne permet pas d'affirmer la chose), que ces sphéroïdes sont du malophosphate de calcium. En tout cas, à ma connaissance, c'est la première fois que l'on signale dans la cellule végétale le dépôt spontané d'une combinaison calcique à acide organique autre que l'acide oxalique. Ce dépôt, qui se produit dans les *Angiopteris* et dans les Euphorbes par l'action déshydratante de l'alcool, peut donc s'effectuer d'une façon normale au cours de la végétation.

L'extract alcoolique des *Nephrolepis* contient, outre les sphéroïdes précités, de nombreux et très gros cristaux cubiques qu'il est facile de séparer. Ces cristaux s'accroissent sans perdre de leur transparence dans une solution saturée de chlorure de potassium; on doit donc les rapporter à ce sel. Enfin la liqueur laisse déposer en même temps des sphéro-cristaux lamelleux semblables à ceux de l'*Angiopteris*, et dont la nature n'a pu être déterminée. Les feuilles de *Nephrolepis* épuisées par l'acide chlorhydrique étendu n'ont pas donné par évaporation le plus petit dépôt d'oxalate de calcium.

(1) E. Belzung et G. Poirault, *Sur les sels de l'Angiopteris evecta et en particulier le malate neutre de calcium* (Journal de Botanique, 1-16 août 1892).

(2) Belzung, *Nature des sphéro-cristaux des Euphorbes cactiformes*, même recueil, juin-juillet 1893.

dans le parenchyme. Les *Notochlæna* et les *Monogramme* paraissent dépourvues d'oxalate. Les *Gymnogramme* nous montrent des faits analogues à ceux que nous avons vus pour les *Polypodium*. Ainsi les *Leptogramme* (comme les *Dictyopteris*) renferment à la fois des espèces oxalifères (*L. decurrenti-alata* Hk., *opaca* Spreng.), et d'autres (*L. pilosa*, *Totta*, *polypodioides*, *diplazioides*, *aurita*, etc.) dépourvues de cristaux. Parmi les *Eugymnogramme*, toutes ces espèces américaines d'un port si spécial (*G. incisa*, *mohriæformis*, *Lindigii*, etc.) ne contiennent pas de cristaux, non plus que les espèces de la section *Ceropteris*, le *Syngramme alismæfolia*, etc. Dans une douzaine de *Selliguea*, je n'ai pas trouvé d'oxalate, mais il y en a dans le *S. javanica* (sphéroïdes). Le *Brainea insignis* n'a pas d'oxalate, non plus que les *Antrophyum*, *Vittaria*, *Tænitis*, mais ce sel cristallise en prismes très nets dans certains *Meniscium* et le *Drymoglossum carnosum*.

Je n'ai pu étudier qu'une quarantaine d'espèces de ce beau genre *Acrostichum*; toutefois, ce que j'en ai vu confirme encore ce que j'ai déjà dit. Certaines sections paraissent plus spécialement riches en oxalate; la même section montre des espèces à cristaux, d'autres qui en sont dépourvues. Les sphéroïdes sont rares (*A. quercifolium*), de même que ces formes en doubles pinceaux, qui se déposent là où la cristallisation se fait mal. Les formes microcristallines sont fréquentes; la taille des cristaux variant de 1-2 μ . (*A. elatum* Fée, *appendiculatum*, *aspidioides*). Ailleurs (*A. costatum*), il y a dans chaque cellule un groupe de cristaux assez gros, ou bien (*A. Feei*, *A. Blumeianum*) un seul cristal. Les *Lomariopsis* précédemment cités se rattachent à ce groupe. Les *Platyterium* semblent dépourvus de cristaux.

4° *Nodules siliceux des Marattiacées*. — La présence de *nodules siliceux* à l'intérieur des cellules est un fait relativement rare, comme le lecteur pourra s'en assurer en parcourant l'excellent livre de M. Kohl (1). Mettenius a décrit dans

(1) *Anatomisch-physiologische Untersuchung der Kalksalze u. Kieselsäure in der Pflanze*, Marburg, 1889.

certaines *Trichomanes* (et seulement chez ces plantes parmi les Hyménophyllacées), des cellules silicifères spéciales auxquelles il a donné le nom de *stegmates* (1). M. Kohl a recherché ces productions dans beaucoup d'autres Fougères, les Marattiacées, les Hydroptérides, mais sans résultat (2). De mes recherches personnelles il résulte, que dans le *Marattia Brongniartii* et l'*Angiopteris evecta*, certaines cellules épidermiques contiennent des nodules siliceux. Ces formations sont très développées dans la première de ces plantes, où on les rencontre surtout dans l'épiderme recouvrant les nervures, et, çà et là, dans la couche sous-épidermique. L'épiderme supérieur en contient aussi, mais beaucoup moins. Elles se présentent sous la forme de masses plus ou moins sphériques, ou ovoïdes, irrégulièrement mamelonnées, et rappelant au premier abord les cristallisations dites en *choux-fleurs*; toutefois ce n'est qu'une apparence, car l'examen en lumière polarisée prouve que ces masses sont amorphes; elles restent éteintes entre les nicols croisés. Leur réfringence se rapproche beaucoup de celle de la glycérine; aussi bien ces nodules sont-ils difficilement visibles dans ce liquide. Quand on traite des fragments d'épiderme par l'acide sulfurique concentré, les nodules paraissent attaqués; mais, c'est encore une illusion tenant à la réfringence, car on les retrouve intacts quand on remplace l'acide par de l'eau. M. Rosanoff (3), avait déjà signalé ce fait pour d'autres concrétions analogues. La nature siliceuse de ces formations me paraît suffisamment démontrée par les essais suivants :

1° Ces nodules sont insolubles dans l'acide sulfurique concentré à froid et à chaud. Dans ces conditions, le tissu est rapidement détruit, et, sur le fond brun de l'acide coloré par les matières organiques décomposées, on voit les nodules se détacher en clair. Ils sont insolubles dans les

(1) Ueber Hymenophyllaceen. (Abh. d. math. phys. Klasse d. K. Sachs. Ges. d. Wiss., t. VII., n° 2).

(2) Kohl, Kalksalze und Kieselsäure in Pflanze, Marburg, 1889.

(3) Rosanoff, Ueber Kieselsäureablagerungen in einigen Pflanzen (Botanische Zeitung, 1871).

acides chlorhydrique et nitrique, même après calcination ;

2° Une feuille du poids de 3 grammes a été lavée à l'eau distillée, et chacune des folioles essuyée avec le plus grand soin pour la débarrasser des particules siliceuses étrangères adhérentes à sa surface. Cette feuille, réduite en fragments, a été incinérée dans une capsule de platine, les cendres lavées à plusieurs reprises à l'acide chlorhydrique étendu pour les débarrasser de tous les produits solubles. Il reste alors une poudre grisâtre qui *crie* quand on la frotte contre les parois avec une spatule de platine, et raye la capsule. L'examen microscopique montre que cette poudre est exclusivement formée des nodules précédemment décrits ; transparents sur les bords, ces nodules sont opaques et noirâtres dans leur partie centrale, ce qui tient à la présence d'un dépôt de charbon dans les anfractuosités creusées à l'intérieur de leur masse. Ce charbon, qui provient de la combustion incomplète des matières organiques mêlées à la substance minérale, est très difficile à brûler ; on peut le calciner longtemps à l'air, le chauffer à plusieurs reprises avec de l'acide nitrique, la poudre reste toujours grise. 3 grammes de parties vertes de feuilles ont donné 5 milligrammes de nodules ;

3° L'essai au chalumeau avec la perle de sel de phosphore montre que ces nodules ne se dissolvent pas. On les retrouve à très peu près intacts, quand, après l'avoir longtemps chauffée, on dissout la perle dans l'eau distillée ;

4° Dans un creuset de platine, on met un peu de la poudre grise avec de l'acide sulfurique auquel on ajoute quelques cristaux de fluorure d'ammonium. Bientôt, il se dégage des fumées blanches caractéristiques du fluorure de silicium, et le dégagement devient abondant quand on chauffe. Si l'on recouvre le creuset d'un couvercle de platine à la partie inférieure duquel on a déposé une goutte de carbonate de sodium, on voit, au bout de très peu de temps, cette goutte devenir opaline, et l'examen microscopique prouve qu'il s'est fait à son intérieur un dépôt de fluosili-

cate de sodium reconnaissable à sa forme cristalline. Cette réaction exige que le fluorure d'ammonium soit absolument pur; car, le fluorure d'ammonium du commerce, qui contient toujours de la silice, chauffé avec de l'acide sulfurique donnera, dans tous les cas, du fluorure de silicium, et, par conséquent, dans la goutte de lessive alcaline, le dépôt de fluosilicate de sodium;

5° La poudre grise traitée à chaud par l'acide fluorhydrique pur se volatilise complètement.

Si l'on parcourt les figures données par Mettenius ou les planches VI, VII et VIII du travail de M. Kohl, où cet auteur a rassemblé les formes principales de cellules à inclusions siliceuses, on ne trouve rien qui ressemble exactement à ce que nous venons de décrire. Ces productions diffèrent de celles des *Trichomanes* (et aussi de celles des Palmiers, Scitaminées, Pandanées, Orchidées) par leur forme et par leur situation. Dans toutes les plantes précitées, les cellules silicifères sont profondes, ici elles sont superficielles. Cependant, Mettenius a signalé dans l'épiderme de l'*Asplenium deltoideum* des formations qui se rapprocheraient peut-être plus qu'aucune autre des nodules siliceux du *Marattia Brongniartii*. Je n'ai pu, faute de matériaux, faire la comparaison.

Dans l'*Angiopteris erecta*, ces nodules sont beaucoup moins nombreux que dans l'espèce où nous venons de les étudier avec détails.

3° *Les bâtonnets intercellulaires*. — En 1873, M. Luerssen (1) a décrit de singuliers bâtonnets remplissant les méats du parenchyme dans les feuilles de Marattiacées. En 1875, le même auteur faisait connaître des formations identiques dans les pétioles de beaucoup de Fougères (2), et ces résultats furent confirmés successivement par M. Russow (3) (1883)

(1) Luerssen, *Ueber die Spaltöffnungen von Kaulfussia u. über centrifugales locales Dickenwachsthum innerer Parenchymzellen der Marattiaceen*. (Bot. Zeit., 1873).

(2) Luerssen, *Ueber Intercellularverdickungen in parenchymatischen Grundgewebe der Farne* (Stzbr. d. Naturf. Ges. zu Leipzig, 1875, p. 76).

(3) Russow, *Zusammenhang d. Protoplasmas*, etc. (Sep.-Abdr. a. d. Stzbr. d.

par M. Terletzki (1) (1884), par M. Thomæ (2) (1886).

Presque partout ces formations se présentent avec les mêmes caractères. Ce sont des prolongements bacillaires ou coralloïdes, ou de courtes protubérances faisant plus ou moins saillie dans la lumière du méat. M. Luerssen les avait d'abord regardés comme des prolongements plus ou moins cutinisés de la membrane, quand M. Russow proposa une autre interprétation qui parut d'abord bien cadrer avec certains faits observés précédemment. En effet, la présence de communications protoplasmiques venant d'être signalée, on crut reconnaître que le protoplasme pouvait se répandre en dehors des cellules dans les méats, et alors on considéra ces bâtonnets comme le produit de l'activité de ce plasma extra-cellulaire (Russow, Terletzki. — Thomæ, *l. c.* p. 17), Mais M. Gardiner, puis M. Schenk, montrèrent l'inexactitude de cette manière de voir, et que ce prétendu revêtement plas-mique n'était autre chose qu'une dépendance de la lamelle moyenne. Enfin M. Schenk (3) s'assura directement que les bâtonnets des Marattiacées étaient de même nature que cette lamelle moyenne. D'ailleurs, ces productions ne sont pas spéciales aux Fougères ; M. Nillsson (4) les a observées dans l'*Hepatica triloba*, M. Poulsen (5) dans l'*Eupæpalanthus Freyressii*, et plus récemment M. Mangin (6) dans les Prêles, le Chou, l'Hellébore. Ce savant considère ces bâtonnets comme des « composés pectiques » accumulés à la surface de la

Dorpater Naturf. Ges. Septembre 1883). Je n'ai pas vu ce Mémoire, non plus que le suivant, du même auteur : *Ueber die Auskleidung d. Intercellularen* (Même recueil, 1884).

(1) Terletzki, *Vegetationsorgane von Struthiopteris u. Pteris* (*loc. cit.*).

(2) Thomæ, *Die Blattstiele d. Farne* (Jahrb. f. Wiss. Botanik, t. XVII, 1886).

(3) Schenk, *Ueber die Stäbchen in den Parenchymintercellularen d. Marattiaceen* (Ber. Deutsch. Bot. Ges., t. IV, p. 88).

(4) Hj. Nillsson, *Dikotyla jordstammar*, p. 203 (Lunds Univ. Arsskrift, t. XII) cité (de même que le Mémoire suivant) par M. Axel Vinge : *Bidrag till kännedom...* (*loc. cit.*, p. 25).

(5) V. A. Poulsen, *Anat. Stud. over Eriocaulaceerne*, Copenhagen, 1888, p. 105.

(6) Mangin, *Sur les composés pectiques* (*Journal de Botanique*), t. VI et VII). Dans la première partie de ce travail le lecteur trouvera un historique détaillé relatif à la lamelle moyenne.

membrane dans les espèces intercellulaires postérieurement à la formation de ceux-ci. M. Mangin a consacré à l'étude de cette question un mémoire étendu auquel nous renverrons le lecteur.

Si ces productions sont très fréquentes dans le pétiole, et aussi dans les tiges des Polypodiacées, elles le sont notablement moins dans le limbe (j'entends dans le parenchyme vert, car dans le sclérenchyme des nervures on peut les apercevoir chez beaucoup d'espèces). On peut même dire qu'en général ces bâtonnets manquent au parenchyme foliaire des Polypodiacées. Cependant j'en ai vu de très beaux exemples dans le parenchyme lacuneux formant la partie inférieure de la feuille de l'*Antrophyum ensiforme*. Quant aux *Microlepia*, M. Axel Vinge n'ayant signalé la présence de ces bâtonnets intercellulaires dans le *Microlepia hirta* Kaulf., j'ai examiné les espèces du même genre (*M. speluncæ* (L.) Moore, *M. jamaicensis* Hk., *M. rhomboidea* Wall., *manillensis*, etc.), et je n'ai rien vu de semblable; toutefois, ces bâtonnets sont très abondants dans une plante décrite par Fée sous le nom de *Microlepia caudata* (Coll. Galeotti, Mexique, n° 6527). — Chez les Cyathéacées, ces bâtonnets paraissent, au contraire, extrêmement fréquents dans le parenchyme. Seulement ils ne sont pas toujours très apparents; et, si dans certaines espèces (*Cyathea Hookeri*, *C. dealbata*, *C. fulva*, *Hemitelia horrida*, *H. capensis*, *Alsophila podophylla*, *A. latebrosa*, *Balanium antarcticum*, *Dicksonia Berteroana*, *Matonia pectinata*), ils sont très longs, très gros et relativement espacés les uns des autres; si ailleurs (*Cyathea excelsa*, *C. quindiniensis*), ils sont très fins et très serrés, chez certaines espèces (*Cyathea Lindeniana*, *C. divergens*, *Alsophila tomentosa* Hk., *Dicksonia cornuta*, *D. cicutaria*, *D. darallioidea*, etc.), ils semblent manquer totalement. La répartition de ces productions dans les divers genres de Cyathéacées demande de nouvelles recherches : un fait certain dès à présent, c'est que ces bâtonnets ne sont pas spéciaux à un genre déterminé, mais se rencontrent dans beaucoup

(1) Axel Vinge, *Blattgewebe der Farne*. (Bot. Centralblatt., t. XXXI., p. 290).

d'espèces de *Cyathea*, *Hemitelia*, *Alsophila*, *Dicksonia*. Ils sont extraordinairement développés dans le *Matonia*, mais manquent au *Sphæropteris barbata* Wall. (*Peranema Cyatheoides* Don). La systématique des Cyathéacées est si difficile, les genres sont si mal délimités, que je suis persuadé que l'étude anatomique des plantes de cette famille donnerait des résultats intéressants. Autant que j'ai pu en juger, dans



Fig. 38 bis. — *Polypodium Scouleri*. — Crêtes de « composés pectiques » à la face inférieure des cellules stomatiques.

une même espèce la présence ou l'absence de bâtonnets est un caractère très constant. — Ces formations revêtent dans un Polypode de l'Amérique du Nord, le *Polypodium Scouleri*, un aspect très particulier. Elles ne sont plus, comme précédemment, éparses dans les méats du parenchyme lacuneux, mais, au contraire, localisées sous les cellules circonscrivant l'ostiole où elles forment non plus des

prolongements filiformes mais des crêtes très peu saillantes, qui, sur l'épiderme vu à plat, se présentent comme des sortes de stries assez rapprochées les unes des autres venant barrer la paroi externe de la cellule stomatique, comme le montre la figure 38 bis.

B. *Structure des stèles ; leurs terminaisons.* — M. Van Tieghem admet que certaines tiges, celles des Fougères en particulier, possèdent plusieurs cylindres centraux qu'il désigne sous le nom de *stèles* (voir : le mémoire *Sur la Polystélie*, l. c. — *Traité de Botanique*, p. 1371, et aussi Strasburger *Bau u. Verrichtungen*, etc., p. 443). — La stèle des Fougères représente ce qu'on appelait autrefois le faisceau (*Gefässbündel*). Elle est souvent entourée d'une gaine scléreuse, qu'on peut

appeler *gaine péristélique* (*Sklerenchymscheide*, *Skl.-belege*), en dedans de laquelle vient l'endoderme. Tout ce qui est compris entre cet endoderme (*Schutzscheide*) et le liber constitue le péricycle (*Geleitzellen*, *Phloemscheide*, *Strangparenchym*, pro parte, *Cambiform*, p.p.). Mais M. Van Tieghem remarque que l'endoderme se dédouble fréquemment en deux assises dont l'externe porte seule les cadres lignifiés et dont l'interne vient s'ajouter au péricycle. Dans les petites stèles, le péricycle manque souvent, et l'on ne retrouve plus que l'assise endodermique interne.

Le liber débute par une assise de tubes criblés étroits (*Protophloemzellen*) ; puis viennent des tubes criblés plus larges (*Siebröhren*), mêlés à des cellules libériennes [*Siebzellen*, *Bastzellen*, *Cambiform* (p. p.)]. — M. Schwendener et les botanistes de son école divisent le « faisceau » (c'est-à-dire tout ce qui se trouve entouré par l'endoderme, en deux parties : le bois (*Hadrom*), comprenant les vaisseaux (*Hydrom*) avec la gaine de cellules parenchymateuses amylières qui les entourent, et le liber (*Leptom*), comprenant ce que nous appelons liber, et, en plus, la gaine de cellules parenchymateuses situées en dedans de l'endoderme (*Geleitzellen*). Sous le nom de *Strangparenchym*, on désigne à la fois le péricycle (*sensu lato*) et le parenchyme entourant les vaisseaux (parenchyme périvasculaire).

Dans sa course ascendante à travers la feuille, la stèle, qui a primitivement deux libers, tend à se réduire de plus en plus par disparition du liber tourné vers la face supérieure du limbe. Dans quelques cas, cette réduction correspond exactement à l'arrivée de la stèle dans la lame chlorophyllienne (M. Haberlandt) (1). Ailleurs, elle peut déjà se produire dans le pétiole (M. Thomæ), ou au contraire, — comme on peut le constater dans un très grand nombre de plantes, être assez tardive dans la lame.

Le liber de la stèle peut former un anneau continu autour

(1) Haberlandt, *Ueber collaterale Gefässbündel im Laube d. Farne* (Sitzb. d. Wiener Akad., tome LXXXIV).

du bois (A) ou au contraire être interrompu aux deux extrémités de la lame ligneuse (B). On avait cru à l'origine que toutes les stèles de Fougères se rapportaient au premier type (A). Mais M. de Janczewski (1), et surtout M. Potonié (2), ont montré que dans ces prétendus « faisceaux concentriques » les tubes criblés ne faisaient pas exactement le tour du bois, — ce que M. de Bary avait d'ailleurs figuré sans le reconnaître (*Vergl. Anat.*, p. 356, fig. 160), — et que l'anneau était interrompu aux deux extrémités de la lame ligneuse. Le faisceau n'était donc pas concentrique mais bicollatéral (B). En réalité les types A et B se rencontrent souvent dans la même plante. Dans beaucoup de pétioles et dans le limbe on trouve un type intermédiaire (C). C'est celui où le liber dépassant les extrémités du bois ne forme cependant pas un anneau continu. En pareil cas, le bois a la forme d'une gouttière emboîtée pour ainsi dire dans une autre gouttière libérienne dont les bords se replient en dedans de la première, mais sans se réunir bout à bout. Tous ces types de structure sont extrêmement répandus, et il ne faut qu'un peu d'attention pour les distinguer.

Le mode de terminaison de l'appareil conducteur dans les feuilles a été jusqu'ici peu étudié.

M. de Bary (3) constate que les faisceaux diminuent de grosseur au fur à mesure qu'ils s'élèvent dans la feuille. « Dans les dernières ramifications on ne trouve, dit-il, que des trachées accompagnées de cellules allongées à parois minces dans lesquelles on ne reconnaît plus la structure des tubes criblés. Ces trachées font toujours suite à la partie vasculaire du faisceau. Ces ramifications viennent d'ordinaire se terminer dans le parenchyme chlorophyllien; plus rarement, dans les Monocotylédones à feuilles coriaces (*Rhapis*, *Vanda*), elles sont enveloppées à leur extrémité d'une gaine sclérenchymateuse.

(1) De Janczewski, *Tubes cribreux*, (l. c).

(2) Potonié, *Leitbündel d. Gefässkryptogamen*. (Jahrb. d. Kgl. Bot. Gartens zu Berlin, tome II, 1883).

(3) De Bary, *Vergleichende Anatomie*, p. 413, 386, 389, 391.

« Dans les Fougères, les terminaisons sont toujours entourées d'une assise de cellules allongées dépourvues de chlorophylle et présentant le caractère d'un endoderme jusqu'à l'extrémité libre, où les trachéides sont en rapport avec le parenchyme chlorophyllien par l'intermédiaire de quelques cellules allongées et à paroi lisse.

« Les terminaisons ont la forme de massues et sont constituées par des trachées très courtes réticulées ou spiralées, dont le nombre et le diamètre augmentent brusquement. Une ou deux couches de cellules à parois minces enveloppent toute la terminaison, et la séparent de l'épiderme, également à parois minces, qui forme une petite fossette au-dessus de la massue vasculaire. L'épiderme de cette fossette formé de petites cellules ne porte jamais de stomates, fait déjà constaté par Mettenius, et sécrète du carbonate de calcium. Ces cellules où se terminent les dernières trachées et qui ont toujours des parois minces, un protoplasma très peu granuleux, constituent ce qu'on appelle un *épithème*. »

Mes recherches personnelles, qui ont porté sur une cinquantaine d'espèces, me conduisent à distinguer chez les Fougères deux types de terminaisons vasculaires. Un premier, que l'on pourrait appeler *terminaison superficielle*, est celui signalé par M. de Bary. La stèle, après avoir cheminé quelque temps dans l'épaisseur du parenchyme foliaire, se relève brusquement et vient finir, en se dilatant plus ou moins, sous une plage de cellules différenciées de l'épiderme supérieur. Dans un second type, qu'on pourrait désigner sous le nom de *terminaison profonde*, la stèle ne subit aucun relèvement et se termine au milieu même du mésophylle.

1° *Terminaison superficielle*. — Elle est très fréquente, mais, pour différentes raisons (opacité de la feuille qui ne permet pas d'orienter convenablement les coupes, etc.), elle n'est pas toujours facile à étudier. Parmi les plantes communes, le *Polypodium phymatodes*, le *Didymochlæna sinuosa* et le *Scolopendrium officinarum* me paraissent particulièrement

favorables aux observations. Les figures 39 et 40 permettent de se rendre compte de la structure de ces terminaisons dans la première de ces espèces, où on les trouve répandues sur toute la face supérieure au milieu des mailles plus ou moins grandes formées par les nervures de divers ordres. Quand on regarde la feuille par transparence, les ampoules terminales de section elliptique ou arrondie tranchent par leur

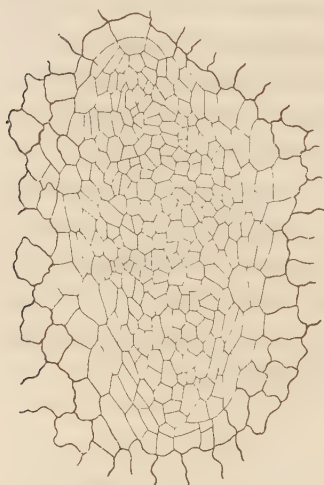


Fig. 39. — *Polypodium phymatoses*, feuille. — L'épiderme de la face supérieure au-dessus d'une terminaison de stèle.

couleur jaune clair sur le fond sombre du parenchyme. Ces ampoules sont indiquées à la surface de la feuille par autant de taches blanchâtres, aspect dû au carbonate de calcium qui recouvre l'épiderme au-dessus de la terminaison. M. Kohl (1) dit que si l'on vient à enlever ce dépôt il ne se reforme plus ; je n'ai pas vérifié le fait, et signalerai seulement la structure cristalline de ce dépôt calcaire qui, dans le fond de ces dépressions épidermiques, se présente sous la forme de rhomboèdres très nets enchevêtrés les uns dans les autres, struc-

ture surtout visible par l'emploi de l'acide acétique faible, ou en lumière polarisée. Les cellules de ces plages épidermiques calcifères contiennent un protoplasme abondant, avec un gros noyau dépourvu de cristalloïdes, de la chlorophylle et de l'amidon. Elles sont en communication les unes avec les autres par de très fins et très nombreux canalicules (2). L'examen des coupes longitudinales et transversales permet de voir plusieurs détails qui ont échappé à M. de Bary : 1° La gaine péristématique accompagne la stèle

(1) Kohl, *Kalksalze*, etc., p. 100.

(2) Voir plus haut le paragraphe relatif aux communications protoplasmiques.

jusqu'à son extrémité et ne fait défaut qu'à la face supérieure appliquée sous l'épiderme; elle a donc dans son ensemble la forme d'une sorte de cuiller tapissée intérieurement par l'endoderme dédoublé dont la couche externe formée de cellules à cadres lignifiés et non plissés touche directement l'assise épidermique (fig. 40 et 42).

2° Le gros de la terminaison est constitué par des trachéides spiralées ou réticulées entremêlées de cellules parenchymateuses, comme l'a fort bien vu M. de Bary; mais cet auteur ne dit rien des tubes criblés; or ceux-ci arrivent presque jusqu'à l'extrémité où on les trouve encore formant une rangée discontinue touchant d'une part l'assise interne de l'endoderme (*Geleitzellen*, Russow), et séparés de la masse des trachéides par deux ou trois couches de cellules beaucoup plus larges qu'elles, pourvues d'un très gros noyau

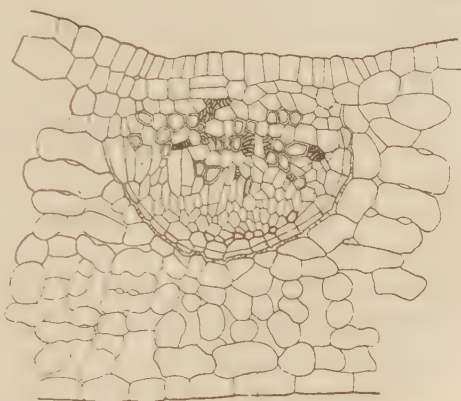


Fig. 40. — *Polypodium phymatodes*, feuille. — Coupe transversale de l'ampoule stélisque terminale (gross. 225).

allongé et d'un protoplasme granuleux (1). En somme ces tubes criblés subissent, en arrivant dans l'ampoule terminale, une modification comparable à celle que subissent les vaisseaux eux-mêmes: ils se raccourcissent; mais à l'inverse de ce qui a lieu pour les vaisseaux, ils n'augmentent pas de diamètre et leur petitesse, la minceur de leurs parois rendent leur étude assez délicate. Toutefois sur des coupes suffisam-

(1) Ces faits sont en contradiction avec ceux énoncés par M. Haberlandt (*Ueber collaterale Gefässbündel in Laube d. Farne*, loc. cit., p. 128). D'après ce savant, à l'extrémité des nervures, l'endoderme perdrait ses caractères habituels, et, d'autre part, les fines nervures seraient exclusivement constituées par des trachéides sans tubes criblés.

ment minces il est facile de s'assurer que ces tubes ne diffèrent des autres que par leur petite taille. Les faces longitudinales sont couvertes de cribles relativement grands; la coupe longitudinale d'une de ces parois montre une série d'étranglements et de dilataations assez régulièrement espacés. Les étranglements correspondent aux cribles et, sur de bonnes préparations, effectuées d'après les méthodes en usage pour mettre en évidence les communications protoplasmiques, on peut s'assurer de la perforation. Peut-être se forme-t-il des cals; en tous cas la formation est peu abondante, et j'ai vainement cherché sur ces tubes les grands dépôts calleux si fréquents dans les stèles de la tige et du pétiole.

Telle est en général la structure d'une terminaison; ce qui varie c'est la grosseur de la stèle terminale, la forme de la terminaison (allongée *Scolopendrium*, etc., arrondie *Polyp. decurrens*, etc.), la proportion relative de trachéides et de cellules du parenchyme, le nombre et la taille des derniers tubes criblés, etc. Le plus souvent la stèle se redresse graduellement vers l'épiderme supérieur; mais ailleurs (*Polypodium lingua*, etc.), le redressement est brusque.

L'épiderme qui recouvre la terminaison ne paraît pas toujours sécréter du carbonate de chaux; ses cellules sont dans certains cas (*Polyp. appendiculatum*) remplies d'un liquide rougeâtre (anthocyanine?).

2° *Terminaison profonde*. — La stèle enveloppée de son endoderme dédoublé et de sa gaine s'effile, ou, au contraire, se dilate en massue et vient se terminer dans le parenchyme vert. La gaine ne s'ouvre plus à sa partie supérieure comme dans le cas précédent, mais à part cela toutes les particularités anatomiques ci-dessus mentionnées retrouvent ici leur place. Le fond de ce sac constitué par la gaine et l'endoderme dédoublé est occupé par des trachéides et quelques cellules parenchymateuses, souvent par des trachéides seulement (*Cyrtomium falcatum*), fig. 41. Très près de l'extrémité, les tubes criblés se montrent encore à la

face inférieure. Ces terminaisons sont faciles à étudier dans le *Cyrtomium falcatum*, le *Polypodium venosum*, etc. Dans le *Polypodium venosum*, on rencontre çà et là de petites stèles, qui n'ont aucune relation avec l'ensemble du système conducteur de la feuille.

Il est intéressant de comparer le mode de terminaison de l'appareil conducteur chez les Fougères et chez les Phané-



Fig. 41. — *Cyrtomium falcatum*. — Terminaison de stèle dans la feuille, coupe transversale (gross. 320).

rogames : 1° Chez les Fougères comme chez les Phanérogames à faisceaux « bicollatéraux » (à l'exception de quelques Cucurbitacées), le liber tourné vers la face supérieure du limbe disparaît de très bonne heure et seul le liber tourné vers la face inférieure accompagne les dernières terminaisons vasculaires et disparaît très près de leur extrémité.

2° D'après M. Fischer (1), la partie libérienne des faisceaux

(1) De Bary, *loc. cit.* Volkens, *Ueber Wasserausscheidung in liquider Form an den Blättern höherer Pflanzen* (Jahrb. d. Kgl. Bot. Gart. Berlin, t. II, p. 166). — Alfred Fischer, *Studien über die Siebröhren d. Dicotylblätter*

de Phanérogames est constituée par des cellules libériennes « (cambiforme) assez peu caractérisées » et des tubes criblés incomplets, très étroits et sans plages criblées distinctes. Chez les Fougères, les derniers tubes criblés se mon-

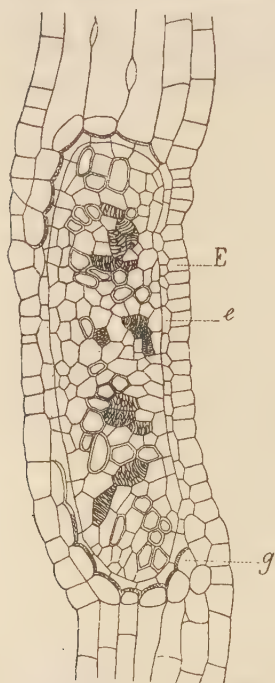


Fig. 42. — *Polypodium decurrens*, feuille. — Coupe transversale d'une stèle à sa terminaison. E, épiderme; e, endoderme; g, gaine péristélique (gross. 225).

trient très près de la terminaison des vaisseaux. Ils sont très courts, mais leur diamètre n'est pas très différent de ce qu'il est dans les stèles du reste du limbe, où ils sont d'ailleurs très petits; en tous cas, ils portent sur leurs parois des cribles très distincts et très rapprochés les uns des autres. 3° D'après M. Fischer, on trouverait dans les fines nervures des Phanérogames des faisceaux dépourvus d'éléments libériens et constitués uniquement par des trachéides. Ce cas ne paraît pas se présenter chez les Fougères, et d'autre part, chez ces plantes, pas plus que chez les Phanérogames, on ne rencontre de faisceaux criblés se terminant isolément dans le parenchyme lacuneux, comme le dit M. Areschoug. Les tubes criblés accompagnent toujours les vaisseaux qui, suivant les cas, les dépassent plus ou moins.

Il y a, entre les terminaisons précédemment décrites sous le nom de terminaisons superficielles et celles étudiées par M. Volkens, quelques différences. D'abord chez les Phanérogames, la terminaison se fait le plus souvent du côté de la face *inférieure* de la feuille et l'épiderme qui le recouvre porte des *stomates aquifères*; chez les Fougères, les cas de terminaison à la face inférieure

(*Berichte über Verhandl. d. Königl. Sächs Gesellschaft d. Wiss.*, t. XXXVII, 1885, p. 245).

sont exceptionnels; on trouve presque toujours ces terminaisons à la face *supérieure*, où l'épiderme qui les recouvre ne porte *jamais de stomates*.

Dans la feuille de beaucoup de Phanérogames, les dernières trachées viennent se terminer dans un massif de cellules constituant ce que M. de Bary appelait un *épithème*

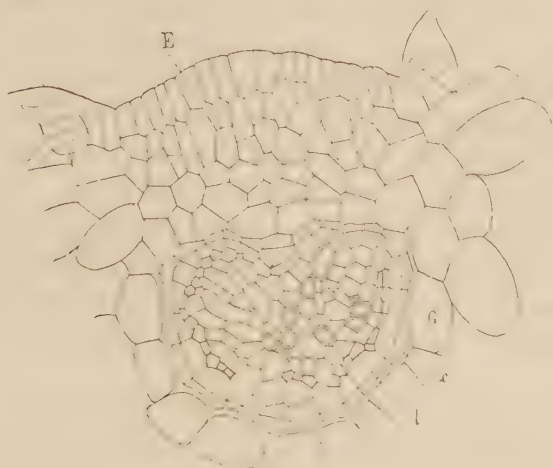


Fig. 43. — *Polypodium lucidum*. — Terminaison de stèle dans la feuille: E, épiderme; G, gaine; e endoderme; l, tubes criblés (gross. 220).

et ce qu'on désigne quelquefois sous le nom de *glande aquifère*. Ce tissu est en général beaucoup plus développé chez les Phanérogames que chez les Fougères. Chez les premières, il est formé de cellules à parois minces assez lâchement unies les unes aux autres, tandis que chez les secondes les cellules ne paraissent pas présenter de méats (1). L'endoderme coiffe la dernière terminaison de la stèle chez les Fougères. Je ne sais si, dans quelques cas, chez les Phanérogames, un endoderme caractérisé enveloppe

(1) D'après M. Waldner (*Mittheil. d. Naturw. Vereins für Steiermark*, 1877) l'épithème des Saxifragées serait formé de cellules intimement unies les unes aux autres. M. Volkens (*loc. cit.*, p. 499), a tendance à croire qu'il n'en est rien et que ces cellules hyalines sont séparées par des méats.

complètement la terminaison vasculaire; je le croirais volontiers, mais la question demande de nouvelles recherches. — Le mode de terminaison des stèles dans le *Polypodium lucidum* mérite d'être signalé; la terminaison a lieu du côté de la face inférieure, l'épithème est très développé. D'autre part la stèle n'arrive pas jusqu'à l'épiderme inférieur (comme, par exemple, celles du *Polyp. phymatodes* (fig. 40) arrivaient jusqu'à l'épiderme supérieur), elle en reste séparée par un massif de cellules paraissant assez fortement unies entre elles, massif limité extérieurement par une fossette épidermique analogue à celles dont il a été question plus haut, et comme elles dépourvue de stomates. Dans le limbe de la feuille, à une très faible distance du point où une stèle vient finir, on trouve les deux libers, et dans certains cas, la structure est nettement concentrique; puis, quand on approche de la terminaison, c'est le liber inférieur qui disparaît, et le liber supérieur qui subsiste fig. 43 (1).

(1) On pourrait peut-être rapprocher de ce mode de terminaison celui qui a été décrit par M. Renault (*Botanique fossile*, t. III, p. 130) dans le *Lageniopteris* (?) *ovalifolia*, et où l'on voit la partie terminale de la stèle se dirigeant vers la face inférieure, comme dans le cas présent, coiffé d'un massif de grandes cellules qui correspondent peut-être à cet amas de cellules séparant l'épiderme de l'endoderme.

Vu et permis d'imprimer, Paris, le 4 août 1892.

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

GRÉARD.

Vu et approuvé, Paris, le 4 août 1892.

Pour M. le Doyen empêché,

F. TISSERAND.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

ZOOLOGIE. — Les Reptiles.

GÉOLOGIE. — Miocène, pliocène et pleistocène des régions préméditerranéennes et formation de la mer Méditerranée.

Vu et permis d'imprimer, Paris, le 4 août 1892.

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

GRÉARD.

Vu et approuvé. Paris, le 4 août 1892,

Pour M. le Doyen empêché,

F. TISSERAND.

